



Scuola di Dottorato per il Sistema Agro-alimentare

ciclo XXVII

S.S.D: BIO/04

**IL RUOLO DELL'AUXINA NEGLI STADI PRECOCI DI
SVILUPPO DELL'ENDOSPERMA DI MAIS:
IL CASO DEL MUTANTE *defective endosperm 18 (de18)***

Coordinatore: Ch.mo Prof. Antonio Albanese

**Tesi di Dottorato di: Sara Pancini
Matricola: 4011149**

Tutor: Prof. Adriano Marocco

Anno Accademico 2014/2015

Sommario

1. INTRODUZIONE.....	1
2. L'AUXINA.....	3
2.1 Meccanismi omeostatici.....	6
2.2 Il trasporto dell'auxina	8
2.3 Segnalazione intra-cellulare dell'auxina	10
3. IL RUOLO DELL'AUXINA NELLO SVILUPPO DELLA PIANTA	13
3.1 Lo sviluppo vegetativo.....	13
3.1.1 L'auxina nell'apparato radicale	13
3.1.2 L'auxina nello sviluppo del culmo e delle foglie.....	14
3.2 Lo sviluppo riproduttivo	15
4. LO SVILUPPO DELLA CARIOSSIDE: L'ENDOSPERMA	19
4.1 Formazione del coenocita e cellularizzazione	19
4.2 Formazione dei tessuti specializzati	21
4.2.1 BETL (Basal Endosperm Transfer Layer).....	21
4.2.2 Aleurone.....	22
4.2.3 ESR (Embryo Surrounding Region)	23
4.2.4 Endosperma.....	23
4.3 I cicli cellulari nello sviluppo dell'endosperma.....	24
4.4 L'azione degli ormoni nella cariosside.....	26
4.5 Il cross-talk tra gli zuccheri e gli ormoni nello sviluppo della cariosside.....	29
5. IL MUTANTE <i>defective endosperm 18 (de18)</i> DI MAIS	31
6. SCOPO.....	34
7. MATERIALI E METODI	35
7.1 Materiale vegetale.....	35
7.2 Analisi morfologiche.....	35
7.3 Quantificazione dell'amido	36
7.4 Estrazione e purificazione di RNA.....	37
7.5 Tecnologia RNA sequencing e analisi bioinformatica.....	38
7.6 Analisi delle GO (GENE ONTOLOGY)	39
7.7 Analisi dell'espressione genica	40

8. RISULTATI	42
8.1 Analisi morfologiche	42
8.3 Identificazione dei geni differenzialmente espressi nell'endosperma	46
8.4 Geni coinvolti nel metabolismo delle proteine di riserva	64
8.5 Geni del ciclo cellulare	67
8.5.1 La famiglia dei Retinoblastoma related (RBR)	68
8.5.2 Le cicline (cyc) e le chinasi (cdk, cicline-dependent kinase)	69
8.6 Geni coinvolti nel metabolismo ormonale	71
8.7 Geni regolatori dell'espressione genica	73
9. DISCUSSIONE	78
10. BIBLIOGRAFIA	87
APPENDICE 1	105
APPENDICE 2	113

1. INTRODUZIONE

Il mais (*Zea mays*) è uno dei cereali di maggior importanza utilizzato principalmente per il consumo umano e animale. Nel 2014 la sua produzione mondiale è stata di 1000 milioni di tonnellate su superficie di circa 178 milioni di ettari di terreno all'anno (www.fao.org). Il cereale ha la capacità di crescere sia in zone a clima temperato, che in quelle con clima tropicale. Il successo della produzione del mais quindi dipende dalla scelta della varietà in base alla lunghezza del suo periodo di crescita, alla lunghezza della stagione che ne favorisce lo sviluppo e allo scopo finale della produzione. Esistono numerose varietà che si diversificano principalmente per le caratteristiche della cariosside: colore, quantità di cariossidi per spiga, peso, numero di spighe e composizione nutrizionale della cariosside. La sua larga diffusione è dovuta ai diversi impieghi: può essere utilizzato come risorsa per l'alimentazione umana o animale, oppure per la produzione di materiale biodegradabile e di bioetanolo. E' stato stimato che il mais copre il 15% del fabbisogno proteico mondiale ed il 20% di quello calorico essendo utilizzato stabilmente all'interno della dieta da più di 200 milioni di persone (Brown et al., 1988). Il continuo aumento della popolazione, previsto di circa 8 milioni nel 2025, richiede di attuare nuove tecniche che permettano di incrementare la produttività del cereale per far fronte al crescente fabbisogno nutrizionale (Nuss et Tanumihardjo, 2010).

Alla base dello sviluppo di nuove varietà cerealicole vi sono le tecniche di miglioramento genetico tradizionale, che consistono nella produzione di ibridi e di incroci programmati tra le varietà e le linee esistenti, per ottenere le caratteristiche desiderate. Tali pratiche vengono messe in atto non solo per sviluppare genotipi che si adattino a tecniche agronomiche in continua evoluzione, ma anche per sviluppare nuove varietà resistenti a parassiti e in grado di crescere in condizioni climatiche avverse (Collard et Mackill, 2007). Parallelamente all'approccio tradizionale vi è quello molecolare mediante la selezione assistita con marcatori. Attraverso la conoscenza del genoma della pianta è possibile caratterizzare i geni implicati in numerosi processi fisiologici coinvolti nella crescita della pianta, nello sviluppo della cariosside e nella risposta agli stimoli esterni contro i parassiti o i cambiamenti climatici, consentendo quindi di migliorarne le peculiarità. Inoltre, analisi comparative tra i genomi dei cereali, tra cui mais, riso (*Oryza sativa*), sorgo (*Sorghum vulgare*), frumento (*Triticum aestivum*) e orzo (*Hordeum vulgare*), hanno evidenziato che vi è

un'alta conservazione dei geni, marcando l'importanza di mettere in atto uno studio integrato tra le specie.

I processi fisiologici che coordinano la crescita della pianta, ed in particolare quelli della cariosside, vengono regolati attraverso la continua percezione/trasmissione di segnali che permettono di attivare una risposta attraverso meccanismi di regolazione a livello trascrizionale e post-traduzionale.

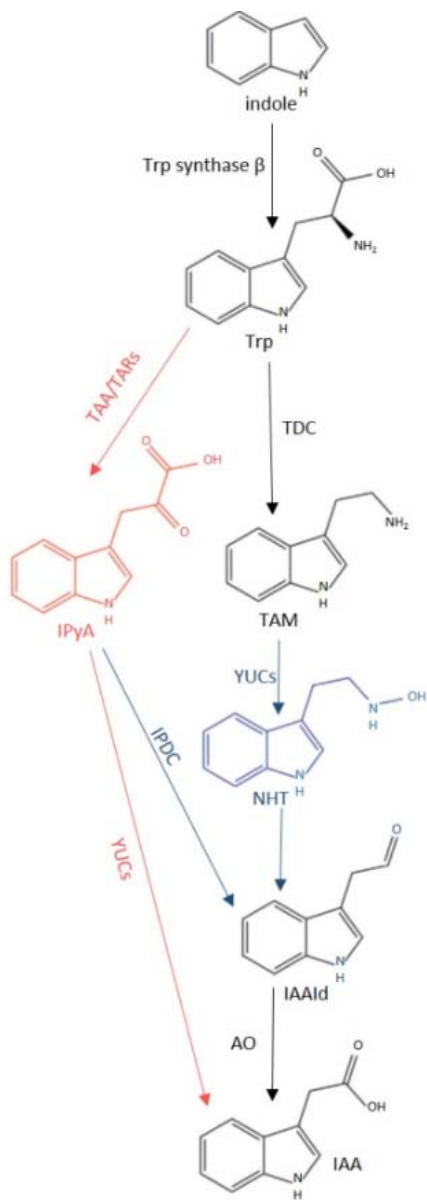
Sempre più studi mostrano come questi segnali siano principalmente forniti dai fitormoni che possiedono un ruolo chiave nella regolazione dei meccanismi fisiologici. Alla base degli studi sulla regolazione della crescita della pianta vi è la necessità di comprendere a pieno la biosintesi, il metabolismo, il trasporto di queste molecole e la loro interazione con le altre vie metaboliche (Shan et al., 2012).

Il fitormone auxina riveste un ruolo fondamentale durante l'intero ciclo di vita della pianta influenzando diversi processi della cellula tra cui la divisione, la distensione ed il differenziamento cellulare, determinando la forma e le dimensioni finali delle cellule e dei tessuti. Solo di recente si sono potuti individuare i componenti chiave del metabolismo dell'ormone grazie ad approcci genetici integrati con quelli biochimici (Ljung, 2013).

2. L'AUXINA

Il fitormone auxina regola diversi processi della pianta tra cui la divisione e la distensione cellulare, la formazione ed il mantenimento dei meristemi, il differenziamento dei tessuti vascolari, il fototropismo e lo sviluppo dell'infiorescenza, dell'endosperma e dell'embrione. Gli studi condotti su *Arabidopsis thaliana* e mais hanno permesso di individuare le vie biosintetiche che portano alla formazione di auxina nelle dicotiledoni, nel primo caso, e nelle monocotiledoni per il secondo (Tao et al., 2008; Stepanova et al., 2008; Gallavotti et al., 2008a, Chourey et al., 2010, Mashiguchi et al., 2011). Diversi studi hanno portato ad individuare quattro vie metaboliche triptofano-dipendenti (le vie biosintetiche IAM, indol-3-acetamide; TAM, triptamina; IPyA, acido indol-3-piruvico; IAOx, indol-3-acetaldoxime) e una triptofano indipendente coinvolte nella produzione di auxina (Tivendale et al., 2014). In mais diversi geni sono stati riconosciuti come coinvolti nella sintesi dell'auxina e numerose vie metaboliche sono state proposte negli anni, ma ancora risulta difficile avere un quadro completo sugli enzimi che catalizzano le reazioni e sui composti intermedi che vengono prodotti. L'acido indolo-3-acetico (IAA) risulta essere la molecola di auxina più abbondante in pianta. In mais, l'IAA viene prodotto all'interno della cariosside negli stadi precoci di sviluppo raggiungendo a maturazione circa 92 µg per cariosside (Jensen et al., 1994; Chourey et al., 2010). Le vie biosintetiche fondamentali per lo sviluppo della pianta sono quelle triptofano dipendenti che producono IAA, in particolare la via biosintetica della triptamina (TAM) e quella dell'acido indol-3-piruvico (IPyA).

Figura 1. Le due vie biosintetiche triptofano dipendenti IPyA e TAM. In blu e in nero la via biosintetica proposta fino al 2010, ottenuta da studi condotti su diverse specie. La via biosintetica in rosso rappresenta il modello proposto di recente a seguito di studi condotti su *Arabidopsis thaliana* e *Zea mays*. IAA: acido indolo-3-acetico, IAAld: acido indolo-3-acetaldeide, AO: aldeide ossidasi, IPDC: indolo-3-piruvato decarbossilasi, IPyA: acido indolo-3-piruvico, NHT: N-idroxytriptamina, TAA/TARs: triptofano amonotransferasi, TAM: triptamina, TDC: triptofano decarbossilasi, Trp: triptofano, YUC: flavino monossigenasi (Tivendale et al., 2014).



acetaldeide, AO: aldeide ossidasi, IPDC: indolo-3-piruvato decarbossilasi, IPyA: acido indolo-3-piruvico, NHT: N-idroxytriptamina, TAA/TARs: triptofano amonotransferasi, TAM: triptamina, TDC: triptofano decarbossilasi, Trp: triptofano, YUC: flavino monossigenasi (Tivendale et al., 2014).

La triptamina della via biosintetica TAM è un composto endogeno identificato in *Arabidopsis*, riso (Ishihara et al, 2008), pomodoro (Cooney et al., 1991), orzo (Schneider et al., 1972) e pesco (Quittenden et al., 2009). Agli inizi degli anni 2000 notevole interesse venne dato alla via biosintetica TAM, principalmente a seguito dell'identificazione di un alto numero di mutanti YUCCA di *Arabidopsis* contenenti elevati livelli di auxina libera. Il triptofano viene utilizzato come precursore per essere

decarbossilato a triptamina, poi convertito a NHT (N-idroxytriptamine) attraverso la N-idrossilazione ad opera dell'enzima YUCCA (YUC), metabolizzato ad acido indolo-3-acetaldeide (IAAld) e successivamente a IAA (Le Clere et al., 2010) (Figura 1). Venne così identificato il ruolo del gene *YUC* come enzima chiave per la produzione del composto intermedio NHT (Zhao et al., 2001). Il lavoro di Tivendale et al. del 2010 permise di condurre analisi cromatografiche e di spettrometria di massa sul composto NHT ottenuto dalla reazione *in vitro* tra il substrato

triptamina e l'enzima YUC di pesco. I risultati però identificarono una divergenza tra gli spettri chimici del composto NHT ottenuto in laboratorio e quello identificato *in vivo* nei tessuti vegetali, confermando quanto affermato anche nel lavoro di Le Clere et al., del 2010 sull'enzima YUC di mais. Tali risultati portarono ad accantonare l'idea della via biosintetica TAM come quella principalmente utilizzata dalle specie vegetali per la produzione di IAA, focalizzando l'attenzione su un'altra via biosintetica triptofano dipendente, quella dell'acido indolo-3-piruvico (IPyA).

Fin dagli anni '90 la via biosintetica IPyA iniziò ad essere studiata perché presente in numerose specie vegetali. Fin dall'inizio fu difficile studiare l'acido indolo-3-piruvico a causa del suo alto stato di ossidazione e degradazione al composto IAA, rendendo difficile dimostrare la presenza di un enzima che catalizzasse e regolasse tale reazione (Koga et al., 1992). La via biosintetica utilizza la triptofano aminotransferasi (TAA) per convertire il triptofano in IPyA che viene successivamente metabolizzato a IAA (Figura 1). In *Arabidopsis* i mutanti *shade avoidance 3 (sav3)*, *weak ethylene insensitive 8 (wei8)* e il *transport inhibitor response 2 (tir2)* evidenziano mutazioni a livello del gene *TAA1 (tryptophan amino-transferase of Arabidopsis 1)* e la riduzione della concentrazione di IAA libero nei tessuti (Maschiguchi et al., 2011). Analisi di sequenza rivelarono la presenza di altri quattro geni di *Arabidopsis* simili a *TAA1*: *TAR1*, *TAR2*, *TAR3* e *TAR4*. Singole mutazioni su questi geni causano problemi a livello dell'allungamento dei cotiledoni, mentre il mutante quadruplo *tar1/tar2/tar3/tar4* presenta una drammatica diminuzione della struttura della pianta con riduzione della dominanza apicale, il mancato sviluppo del tessuto vascolare e riduzione nel numero degli organi. Il fenotipo così riscontrato mostra similitudini con quello del mutante quadruplo di *Arabidopsis yuc1/yuc4/yuc10/yuc11* che evidenzia inoltre il mancato sviluppo del tessuto embrionale e quello del tessuto meristematico delle radici (Cheng et al., 2007).

In mais vennero identificati due geni ortologhi di *TAA1* di *Arabidopsis*, cioè *Vt2 (vanishing tassel 2)* che codifica per una triptofano aminotransferasi specifica per lo sviluppo vegetativo e riproduttivo (Phillips et al., 2011) ed il gene specifico per endosperma *ZmTar1 (TA-Related1)* (Chourey et al., 2010). Il mutante *vt2* mostra anomalie nello sviluppo della pianta attribuite ad una riduzione del 60% del contenuto in IAA. Diversi ortologhi di YUC sono stati individuati in mais, in particolare il gene *Sp1 (sparse inflorescence1)* identificato attraverso clonaggio posizionale ed espresso principalmente a livello dell'infiorescenza maschile (Gallavotti et al., 2008a) e *ZmYuc1* specifico per endosperma ed espresso ad alti livelli in corrispondenza della massima

concentrazione di IAA durante gli stadi di sviluppo della cariosside (Le Clere et al., 2010). Il mutante *sp1* mostra la riduzione del numero di ramificazioni e spighe nell'inflorescenza maschile e la riduzione del numero di cariossidi, associato ad una minore concentrazione di IAA (Gallavotti et al., 2008a). La formazione del doppio mutante di mais *vt2/sp1* evidenzia la variazione di IAA di poco inferiore a quella che si può ottenere con i singoli mutanti *vt2* e *sp1* (Phillips et al., 2011) suggerendo l'ipotesi di una comune via biosintetica in cui operano entrambi i geni.

Numerosi studi sono stati condotti sui mutanti di auxina con problemi dello sviluppo dell'apparato vegetativo, ma sono ancora limitate le conoscenze riguardo i mutanti di auxina deficitari nello sviluppo di cariosside. Nell'endosperma di mais, l'auxina viene sintetizzata da 100 a 500 volte in più rispetto ai tessuti vegetativi, evidenziando il ruolo fondamentale di questo ormone durante tutto lo sviluppo della cariosside (Jensen et al., 1994). La presenza di pochi mutanti deficitari nella produzione di auxina non permette uno studio completo del meccanismo di biosintesi dell'acido indolo-3-acetico. Gli unici mutanti di mais presenti sono i *dek* (*defective kernel*) che presentano uno sviluppo anormale in embrione ed in endosperma (Lur and Setter, 1993), ed il mutante *de18* (*defective endosperm 18*) associato a ridotti livelli di IAA nel solo endosperma (Torti et al., 1986; Bernardi et al., 2012).

2.1 Meccanismi omeostatici

Nei tessuti della pianta la regolazione dei livelli di auxina prodotta *de novo* rappresenta uno dei principali meccanismi omeostatici. L'auxina può trovarsi in forma libera, coniugata in modo reversibile con zuccheri o aminoacidi oppure può essere degradata. La molecola di IAA viene coniugata con gli zuccheri ad opera dell'enzima UDP-glucosio transferasi, mentre ad opera di enzimi sintetasi per la coniugazione con aminoacidi. Solo una piccola frazione di IAA coniugato ad aminoacidi può subire idrolisi e formare IAA libero (IAA-Alanina, IAA-Leucina, IAA-Fenilalanina), mentre IAA-Acido aspartico e IAA-Acido glutammico formano i precursori per la degradazione dell'ormone, e IAA-Triptofano possiede un'azione inibitrice sull'auxina (Ludwig-Muller, 2011). Diversi geni sono coinvolti nella sintesi e nell'idrolisi dei legami come ad esempio il gene di mais *ZmIAGLU*, coinvolto nella formazione del legame tra IAA ed il glucosio (McSteen 2010), e in *Arabidopsis* diversi geni della famiglia GH3 (Gretchen Hagen 3) codificanti per

aminoacidi sintetasi e idrolasi. L'aumento di concentrazione di IAA influenza positivamente la trascrizione dei geni *GH3* che ne regola così i livelli di ormone libero coniugandolo agli aminoacidi (Ludwig-Muller, 2011). Diversi studi in *Arabidopsis* hanno dimostrato che singole mutazioni su geni della famiglia della idrolasi non evidenziano un fenotipo mutato visibile, mentre solo tripli mutanti causano una carenza di IAA libero nella pianta e un ridotto sviluppo del cotiledone (Rampey et al., 2004). La coniugazione di IAA con gli zuccheri è presente ad alte concentrazioni in cariossidi di numerose specie, in particolare in quella di mais dove si formano legami IAA-glucosio e IAA-*myo*-inositolo (Michalczyk and Bandurski, 1982). La coniugazione contribuisce a formare una riserva di auxina all'interno delle cellule, pronta per essere utilizzata durante la fase di germinazione in cui la richiesta di IAA aumenta. Quello che si è osservato è la differente localizzazione degli enzimi nei diversi compartimenti cellulari che permette la regolazione della biosintesi di IAA, il suo stoccaggio ed il suo trasporto. Nella cellula il L-Triptofano si trova all'interno dei plastidi, mentre la parte finale della via biosintetica dell'ormone viene localizzata nel citosol. Tale compartimentazione risulta utile per regolare la produzione di IAA che altrimenti verrebbe prodotta in quantità eccessive. La differente localizzazione di L-Triptofano permette alla cellula di utilizzare il precursore non solo per la produzione di auxina, in modo tale che a sue alte concentrazioni non corrispondano altrettanti alti livelli di IAA (Liung, 2013).

I meccanismi di degradazione dell'IAA risultano fondamentali nella regolazione dei livelli dell'ormone. Si hanno a disposizione poche informazioni riguardo gli enzimi coinvolti in questo processo, ma è evidente che il catabolismo dell'ormone avvenga attraverso la decarbossilazione ossidativa dell'IAA oppure la non-decarbossilazione che riduce i livelli di IAA libero e di IAA-Acido aspartico. I processi di degradazione sembrano essere importanti in diverse fasi di sviluppo della pianta come ad esempio nella risposta allo stress ossidativo oppure durante la fase di maturazione del frutto (Rosquete et al., 2011).

La mancanza di mutanti in questi processi rende difficile lo studio approfondito dei meccanismi che regolano la concentrazione di IAA all'interno delle cellule. Uniche informazioni vengono riscontrate in mutanti di *Arabidopsis* e di riso in cui si osserva che la sovra espressione dei geni coinvolti nella coniugazione di IAA causano problemi nella crescita della pianta. In particolare in *Arabidopsis* si ha la riduzione della dominanza apicale, della crescita delle radici e la deformazione delle foglie (Nakazawa et al., 2001; Takase et al., 2004), mentre in riso i mutanti sono modificati nella fertilità e nella resistenza alle malattie, con la riduzione delle dimensioni

della pianta e dell'inflorescenza maschile (Ding et al., 2008). In mais vi è la mancanza di mutanti specifici per la coniugazione e la degradazione dell'auxina e per questo motivo rimane difficile chiarire meccanismi omeostatici che regolano la concentrazione di IAA nella pianta (Gallavotti 2013).

2.2 Il trasporto dell'auxina

L'auxina si muove all'interno dei tessuti della pianta attraverso un flusso che passa da cellula a cellula e determina un trasporto polare. Tale flusso viene coordinato in modo attivo da tre principali famiglie di trasportatori che permettono la distribuzione di auxina su lunghi e brevi percorsi. Le tre famiglie di trasportatori sono: la famiglia dei PIN (PINFORMED); la famiglia genica ABC che comprende la sotto classe B della famiglia dei ATP-BINDING CASSETTE (ABC) precedentemente conosciuta come MULTIDRUG RESISTANCE (MDR)/P-GLYCOPROTEIN (PGP); le proteine della famiglia AUX/LAX (AUXIN PERMEASE/LIKE AUXIN) (Petressek et al., 2006; Bennet et al., 1996).

La famiglia dei PIN codifica per proteine transmembrana che favoriscono il trasporto polare dell'auxina tra le cellule permettendo la crescita e lo sviluppo della pianta. In *Arabidopsis* sono state identificate 8 famiglie geniche di PIN codificanti per le proteine AtPIN1-8. I trasportatori AtPIN1, AtPIN2, AtPIN3, AtPIN4 e AtPIN7 agiscono a livello della membrana plasmatica ed in particolare AtPIN1, AtPIN3, AtPIN4 e AtPIN7 risultano essere specifici a livello dell'embrione (Friml et al., 2003). Le proteine AtPIN5 e AtPIN8 invece coordinano il trasporto dell'auxina all'interno delle cellule, tra il citoplasma ed il reticolo endoplasmatico controllando e regolando la disponibilità di auxina libera o coniugata (Mravec et al., 2009). Diversi geni omologhi ai PIN sono stati identificati nelle specie monocotiledoni come, ad esempio, in riso (Xu et al., 2005) ed in mais (Forestan et al., 2010). Le prime evidenze del ruolo fondamentale dei trasportatori PIN in mais è stato riscontrato dalla caratterizzazione dei mutanti *sem1* (*semaphore1*). Il fenotipo mutato presenta la riduzione del flusso di auxina e la conseguente riduzione dell'altezza della pianta e problemi di sviluppo a livello embrionale, dell'endosperma, delle foglie, delle radici e del polline (Scanlon et al., 2002). Il fenotipo mutato risulta essere simile a quello del mutante di *Arabidopsis pin1* deficitario nella produzione del trasportatore PIN1 e nella formazione del tessuto meristematico implicato nella genesi degli organi della pianta (Galweiler et al., 1998). I

geni *ZmPIN* sono stati largamente studiati ed illustrati nel lavoro di Forestan e Varotto (2012). In mais sono stati identificati 12 geni *ZmPIN*, ma la presenza di alta rindondanza funzionale dovuta alla duplicazione genica, ha messo in luce solo di recente la loro funzione. I trascritti e le proteine dei geni *ZmPIN1a*, *ZmPIN1b* e *ZmPIN1c* della famiglia genica dei PIN1 sono stati individuati in diversi tessuti (Forestan et al., 2010). Nella cariosside di mais i geni *ZmPIN1*, *ZmPIN2*, *ZmPIN5* e *ZmPIN10* vengono espressi durante le fasi precoci dello sviluppo, mentre il gene *ZmPIN8* viene espresso durante tutte le fasi di sviluppo della cariosside in diversi tessuti come il BETL, nello strato aleuronico e nel tessuto materno (Forestan et al., 2012). Un recente studio condotto da Chen et al. (2014b) ha permesso di marcare il ruolo fondamentale del trasportatore *ZmPIN1a* come molecola di interazione tra l'endosperma e l'embrione durante le fasi di sviluppo della cariosside e di evidenziare quali tessuti dell'endosperma sono implicati nella regolazione del segnale dell'auxina.

Le proteine ABC rappresentano una grande famiglia ubiquitaria di trasportatori associati al consumo di ATP. La sotto classe B veicola l'auxina coordinandosi con i trasportatori PIN (Mravec et al., 2008). In particolare, il gene *ABCB1/PGP1* ha la funzione di esportare l'auxina dalle cellule meristematiche delle radici e del fusto per trasportarla su lunga distanza. In mais ed in sorgo gli omologhi del gene *ABCB1/PGP1* sono rispettivamente *Br2 (Brachytic2)* e *D3 (Dwarf3)*. I mutanti *br2* e *d3* mancano dei trasportatori ABCB portando alla formazione di piante con corti internodi e problemi nella fase di distensione cellulare (Multani et al., 2003). I fenotipi del mutante *br2* di mais e quello di *abcb1/pgp1* di *Arabidopsis* presentano delle differenze causate principalmente dalle divergenze di sviluppo delle due piante. Tuttavia analisi filogenetiche, fenotipiche e fisiologiche hanno messo in evidenza la conservazione della funzione tra le dicotiledoni e monocotiledoni (Knoller et al., 2010). In *Arabidopsis* sono presenti numerosi mutanti deficitari nella produzione dei trasportatori ABC ma solo i doppi mutanti presentano variazioni severe del fenotipo, mentre in mais la scarsa rindondanza genetica porta alla perdita di funzione anche del un singolo mutato.

Il primo gene caratterizzato della famiglia dei trasportatori AUX/LAX fu *Aux1* identificato in numerose specie vegetali grazie ai progetti di sequenziamento genomico di *Arabidopsis thaliana* (Arabidopsis genome initiative, 2000), *Oryza sativa* (Goff et al., 2002) e *Medicago truncatula* (Schnabel et al., 2004). Il gene *Aux1* di *Arabidopsis* si localizza a livello dell'apice delle radici. Il gene omologo di mais, *ZmAux1*, mostra l'espressione a livello della radice e recentemente,

attraverso indagini di espressione, si è osservata la localizzazione anche a livello della prima foglia (McSteen, 2010).

2.3 Segnalazione intra-cellulare dell'auxina

All'interno della cellula la presenza di auxina regola la trascrizione dei geni ad essa correlati attraverso l'attivazione di segnali mediati dall'azione dei fattori di trascrizione ARFs (AUXIN RESPONSE FACTORS) che si legano in modo specifico sul promotore dei geni target Auxin-Response Elements (AuxREs) TGTCTC (Ljung, 2013). Come viene mostrato in Figura 2, a basse concentrazioni di auxina, l'azione di ARF viene repressa dal legame con la proteina Aux/IAA (AUXIN/INDOLEACETIC ACID), mentre ad alte concentrazioni l'IAA si lega al complesso formato da F-box TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1/AUXIN SIGNALING F-BOX (TIR1/AFB). L'auxina si pone all'interno dell'anello del complesso e, senza cambiare la conformazione di TIR1/AFB, promuove l'interazione con il Skp1/Cullin/F-box (SCF) generando un complesso SCF^{TIR1} e determinando la specificità con Aux/IAA che viene degradato ad opera del proteosoma 26S. In questo modo si attiva l'azione del fattore di trascrizione ARF (Sauer et al., 2013).

In *Arabidopsis* ci sono 23 geni *ARF* e 29 geni *Aux/IAA* distribuiti lungo tutto il genoma ed espressi nei diversi tessuti della pianta (Xing et al., 2011). Solo tre geni *ARF* ed un gene *Aux/IAA* sono stati caratterizzati durante lo sviluppo dell'embrione, grazie all'analisi dei rispettivi mutanti. Il mutante *mp* (*Arf5/monopteros*) presenta la parziale perdita di funzione dello sviluppo dell'embrione mentre la struttura riproduttiva viene compromessa (Schlereth et al., 2010). Il mutante *bdl* (*Bodenloss*) è deficitario nella produzione della proteina IAA12 che risulta essere co-espressa insieme alla proteina MP. I fenotipi dei singoli mutanti (*mp* e *bdl*) e del doppio mutante *mp bdl* risultano essere simili, evidenziano come le due proteine interagiscono in modo che BDL faccia da repressore all'azione di MP (Hamman et al., 2002). Il mutante *ett* (*Arf33/ettin*) presenta l'alterazione dello sviluppo dei tegumenti che avvolgono il seme (Kelley et al., 2012), mentre il mutante *mnt* (*megaintegumeta*) risulta deficitario nella produzione di ARF2 creando un seme di dimensioni maggiori rispetto al wild-type a causa della presenza del tegumento esterno più spesso (Schruff et al., 2006). In *Arabidopsis* l'attivazione di ARF2 avviene attraverso la fosforilazione mediata dalla proteina chinasi BIN2 (Brassinosteroid-insensitive 2) regolata dalla presenza degli ormoni brassinosteroidi (Vert et al., 2008).

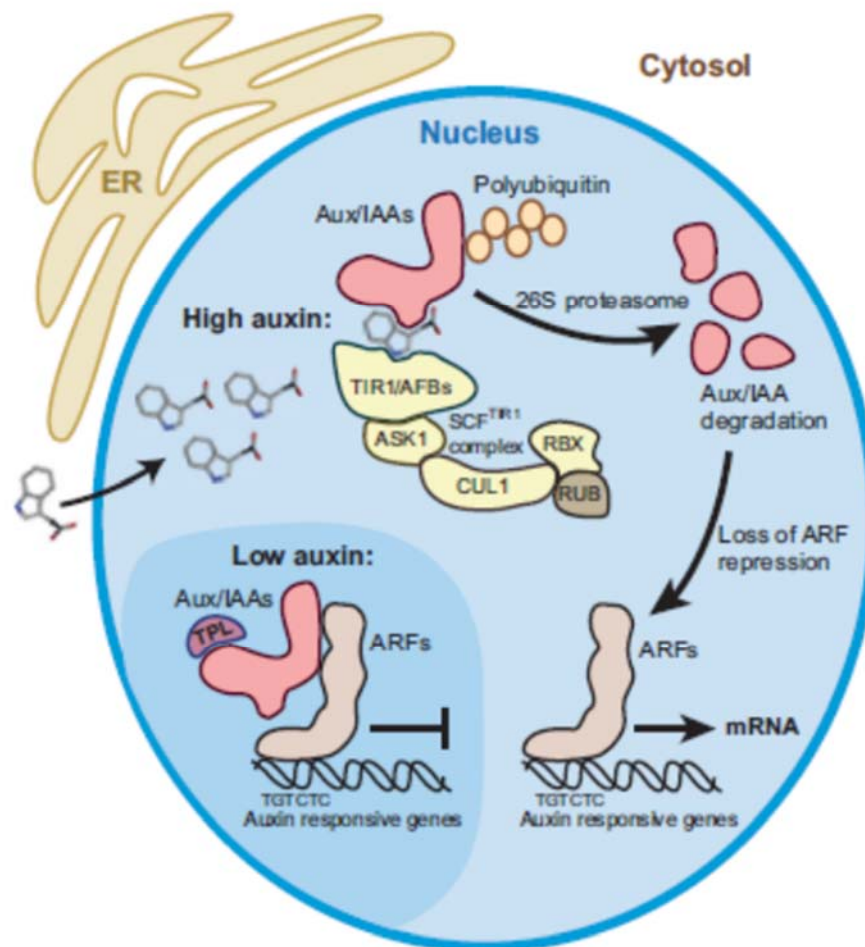


Figura 2. Meccanismo di risposta alla variazione di concentrazioni di IAA. All'interno del nucleo, IAA lega il recettore TIR1/AFB che a sua volta è legato dal complesso SCF formato da quattro subunità (ASK1, CUL1, RBX e RUB). Il complesso SCF^{TIR1} lega il repressore Aux/IAA che viene degradato ad opera del proteosoma 26S e permette al fattore di trascrizione ARF di attivare la risposta genica alla presenza di auxina. A basse concentrazioni di IAA invece Aux/IAA insieme al co-repressore TPL (TOPLESS) reprime l'azione di ARF disattivando la risposta genica (Ljung, 2013).

In mais sono stati caratterizzati pochi mutati deficitari nel segnale di risposta all'auxina. Le analisi genomiche effettuate da Wang et al. (2010) e Liu et al. (2011) hanno permesso di identificare la presenza di 36 geni *ZmARFs* e 31 geni *ZmAux/IAAs*. Sia i geni *ZmAux/IAA* che i geni *ZmARF* presentano una espressione tessuto specifica e distribuita nel tempo, ad indicare i differenti ruoli

svolti durante lo sviluppo della pianta. Inoltre sono stati identificati 4 geni codificanti per TIR1/AFBs e 4 geni codificanti per il fattore di trascrizione TPL (TOPELESS) che funge da co-repressore insieme a Aux/IAA (Gallavotti et al., 2013). In mais, il mutante *rootless with undetectable meristem1* è alterato a livello del gene Aux/IAA e mostra la riduzione della formazione delle radici laterali (von Behrens et al., 2011). Inoltre, il mutante di mais *rel2* (*ramosa1 enhancer locus2*), ortologo del co-repressore TPL, presenta alterazioni nella formazione dell'inflorescenza maschile (Gallavotti et al., 2010).

3. IL RUOLO DELL'AUXINA NELLO SVILUPPO DELLA PIANTA

L'architettura finale della pianta di mais è costituita 1) dal sistema radicale fascicolato e radici avventizie aeree alla base della pianta; 2) dal fusto principale o culmo da cui si diramano le 3) foglie con una disposizione alternata e 4) le spighe di cui generalmente solo una o due vengono portate a maturazione; mentre nella porzione apicale avviene la formazione 5) del pennacchio ramificato con la presenza degli stami. In molti casi, i mutanti che presentano un'alterazione della loro struttura, mancano di geni coinvolti nel ciclo biologico dell'auxina (McSteen, 2010). Studi molecolari e cellulari su diversi organismi modello sono stati utili per comprendere i meccanismi alla base dello sviluppo dei tessuti, individuando come l'auxina influenzi i processi di divisione e distensione cellulare, e il differenziamento negli organi della pianta. In particolare, l'auxina è presente a livello del tessuto meristematico del sistema radicale, dei nodi e internodi del culmo, della porzione apicale aerea ed a livello della cariosside. In questi tessuti vi è la presenza di cellule indifferenziate che determinano la struttura dei singoli organi della pianta.

3.1 Lo sviluppo vegetativo

3.1.1 L'auxina nell'apparato radicale

L'apparato radicale di mais è un sistema fascicolato caratterizzato da:

- radici primarie o seminali che cessano la loro funzione dopo la 4-5 foglia;
- radici secondarie o avventizie che vengono emesse pochi giorni dopo la formazione della plantula. Queste iniziano a crescere a partire da 2-3 cm di profondità fino ad arrivare a 1,5 metri di profondità, quando la pianta è al suo massimo sviluppo. Queste radici rappresentano il vero apparato radicale fascicolato ed espanso.
- radici avventizie aeree che si originano dai primi 2-3 nodi del culmo con funzione di ancoraggio al terreno ed in parte utili all'assorbimento di nutrienti.

In mais, sono limitate le conoscenze riguardo la biosintesi e la regolazione dell'auxina a livello delle radici, ma è chiaro che i meccanismi omeostatici hanno un ruolo fondamentale nel determinarne la struttura finale. La biosintesi di auxina *in loco* combinato con il trasporto polare permette la formazione del gradiente di concentrazione di IAA nella parte apicale della radice. Il meristema apicale radicale è formata da una porzione quiescente di cellule indifferenziate con alta attività mitotica e con un'alta concentrazione di auxina (Overvoorde et al., 2010). Grazie al flusso di auxina che si origina dalla zona quiescente verso le parti limitrofe dell'apice della radice, si determina la struttura finale dell'apparato radicale. In Arabidopsis i geni *PLT1-4* nelle cellule quiescenti sono direttamente legati alla concentrazione di auxina e la loro presenza permette di mantenere lo stato indifferenziato delle cellule (Overvoorde et al., 2010). Oltre alla produzione locale di auxina, importante è il ruolo dei trasportatori che creano un gradiente di concentrazione di IAA che risulta maggiore a partire dalla parte apicale della radice per espandersi verso le zone limitrofe. L'auxina ha un impatto principale sulla divisione cellulare, il differenziamento, la distensione delle cellule della parte apicale della radice primaria e di quelle laterali. Le prime evidenze sono state riscontrate nella sovra espressione del gene *OsYUC1* in riso che provoca l'aumento del numero delle radici avventizie e della loro lunghezza, mentre l'inibizione del trasportatore *OsPIN1* con il composto chimico NPA (1-N-Naphthylphthalamic acid) provoca la riduzione del numero di radici secondarie (Yamamoto et al., 2007; Xu et al., 2005). I mutanti deficitari nella produzione delle radici avventizie sono stati utilizzati per lo studio dei geni coinvolti in questo processo. Il mutante di riso *arl1/crl1* (*adventitious rootless1/crown rootless1*) mostra una ridotta quantità di radici laterali, alterazione del gravitropismo radicale, ma nessuna alterazione della formazione della radice primaria (Liu et al., 2005). Il gene *ARL1/CRL1* codifica per un fattore trascrizionale indotto dall'auxina ed espresso a livello delle radici laterali. In mais l'ortologo di *ARL1/CRL1* è il gene *RTCS* (*ROOTLESS CONCERNING CROWN AND SEMINAL ROOTS*). Anche il mutante di mais *rtcs* non produce radici avventizie ed inoltre viene alterata la produzione di radici primarie (McSteen, 2010).

3.1.2 L'auxina nello sviluppo del culmo e delle foglie

Mutanti carenti nella biosintesi dell'auxina spesso portano alla formazioni di foglie strette evidenziando come la richiesta di auxina sia necessaria durante la fase di distensione delle cellule

fogliari. In riso, il mutante *nal7* (*narrow leaf7*), gene codificante per l'enzima flavino monoossigenasi, possiede foglie strette mentre il mutante *nal1* mostra problemi anche a livello vascolare fogliare e ridotte dimensioni del culmo (Fujino et al., 2007). I mutanti di mais *spi1* (*sparse inflorescence1*), *bif2* (*barren inflorescence2*) e *bif1* (*barren inflorescence1*) presentano un fenotipo leggermente alterato con la riduzione del numero di foglie. La formazione dei doppi mutati *spi1/bif2* e *bif1/bif2* porta all'aumento della severità del fenotipo dimezzando il numero di foglie presenti nel culmo (Gallavotti et al., 2008a).

Nella maggior parte dei mutanti caratterizzati da deficit a livello delle proteine trasportatrici di auxina si ha l'insorgenza del nanismo nella pianta. A livello del culmo, il mutante di mais *br2* presenta internodi di piccole dimensioni (Multani et al., 2003); il mutante *sem* (*semaphore*) mostra anche problemi a livello del tessuto vascolare delle foglie e la riduzione del numero delle radici laterali (Scanlon et al., 2002); ed il mutante *dvd1* (*developmental disaster*) non mostra variazioni a livello fogliare ma l'infiorescenza presenta fenotipo simile ai mutanti *pin* (Phillips et al., 2009).

3.2 Lo sviluppo riproduttivo

Il mais è una pianta monoica diclina, cioè i fiori maschili e femminili sono portati sulla stessa pianta in infiorescenze separate. L'infiorescenza maschile, detta volgarmente pennacchio, è una pannocchia terminale ed è formata da numerose ramificazioni sulle quali si trovano le spighe. Ciascuna delle spighe che la compongono è formata da un numero variabile di file di spighe tra loro riunite in coppie, di cui una sessile e una provvista di peduncolo. Le spighe contengono due grandi glume al cui interno troviamo 2 fiori con 3 stami ciascuno. L'infiorescenza femminile è una spadice ascellare che nasce in genere a livello del 6°-7° nodo sotto il pennacchio. E' composta da un'asse centrale detto tutolo, sul quale si inseriscono una serie variabile di spighe che portano un solo fiore fertile. La lunghezza della spiga matura varia tra 8 e 42 cm, con un diametro medio tra 3 e 5 cm. Una spiga può contenere da 200 a 1000 cariossidi. Gallavotti et al. (2008a) ha messo in evidenza che le due infiorescenze maschili e femminili si sviluppano attraverso un comportamento simile. A livello dell'asse centrale del pennacchio e del culmo vengono prodotti i meristemi iniziali, IM, che sono alla base delle ramificazioni. Per la formazione dell'infiorescenza maschile, da IM si ha la produzione del meristema laterale (axillary meristem,

AM) e la successiva formazione del meristema delle due spighe accoppiate (spikelet-pair meristem, SPM). In seguito si ha la formazione del meristema della spigetta singola (spikelet meristem, SM) che porta allo sviluppo del meristema del fiore (floral meristem, FM). Nell'infiorescenza femminile si ha direttamente il passaggio dal tessuto meristemato AM a SM (Gallavotti et al., 2008b, Figura 3). Il mutante di mais *bif2* (*barren inflorescence2*), deficitario nella produzione di una proteina serina/treonina chinasi, co-ortologo del gene *pid* di *Arabidopsis* coinvolto nel trasporto polare dell'auxina, ha permesso di individuare e caratterizzare la presenza del meristema iniziale (IM) (McSteen et al., 2007). Il mutante, oltre a presentare problemi a livello vegetativo, mostra una riduzione delle ramificazioni, del numero di spighe e dei fiori sia nell'infiorescenza maschile che in quella femminile, evidenziando come il gene ha un ruolo importante nella formazione delle strutture laterali.

Il trasportatore ZmPIN1a si esprime a livello del meristema laterale dell'infiorescenza (Gallavotti et al., 2008a). Diversi mutanti di mais sono stati presi in considerazione per ulteriori indagini sul ruolo dei meristemi. Il mutante *spi1*, codificante per la flavina monossigenasi YUC, mostra la riduzione del numero di ramificazioni e spighe a livello dell'infiorescenza maschile e la riduzione delle dimensioni della spiga matura e del numero di cariossidi presenti. Inoltre, le dimensioni della pianta risultano minori rispetto al wild-type evidenziando come nel mutante si presentino problemi nei quattro tipi di meristema (IM, SPM, SM e FM) deputati alla formazione degli organi vegetativi e riproduttivi della pianta.

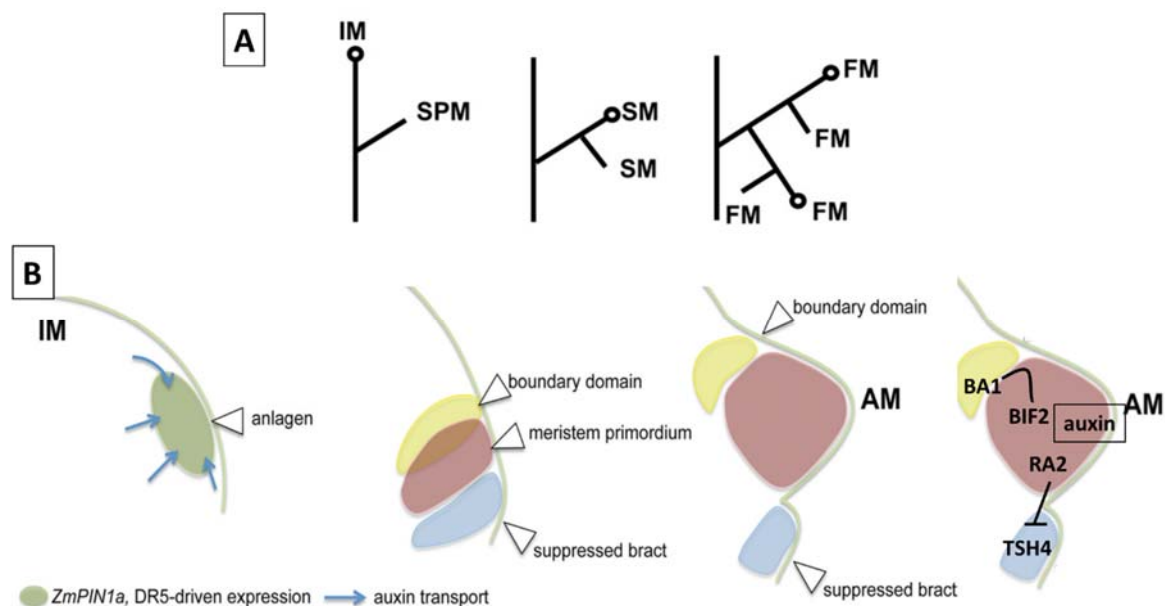


Figura 3. Formazione dell'infiorescenza: A) rappresentazione schematica della formazione dei quattro meristemi IM, initial meristem; SPM, spikelet-pair meristem; SM, spikelet meristem; FM, floral meristem; B) modello di sviluppo del meristema AM (axillary meristem) proposto da Gallavotti (2013).

In mais, l'espressione delle proteine PIN e la loro localizzazione è collegata alla creazione del flusso di auxina ed alla risposta genica all'ormone. Per studiare tale meccanismo è stato utilizzato il promotore DR5 che attiva l'espressione del gene in seguito all'aumento di auxina. E' stato quindi creato un costrutto formato dal promotore DR5 legato alla proteina RFP (Red Fluorescence Protein). La localizzazione dell'espressione del costrutto DR5:RFP risulta essere simile a quella del trasportatore *ZmPIN1a*. In particolare la massima risposta all'auxina si ha a livello del tessuto meristematico iniziale (IM), nella zona che precede la formazione del meristema SPM (Gallavotti et al., 2008b). In seguito all'analisi di mutanti di Arabidopsis e di mais che presentano variazioni nel tessuto meristematico iniziale, Gallavotti et al. (2013) propone un modello di sviluppo dell'infiorescenza per la pianta di mais. Nella porzione del meristema iniziale dove si crea un aumento del flusso di auxina in seguito alla presenza del trasportatore *ZmPIN1a*, si ha la formazione di due domini che assumono un ruolo antagonista: "Boundary domain" e "Suppressed bract". Il primo dominio sostiene la formazione del meristema deputato alla formazione della coppia di spighe (SPM), mentre il secondo causa la soppressione della

formazione delle foglie attorno alla struttura del pennacchio. La proteina TSH4 (TASSEL SHEATH 4) presente nel secondo dominio, funge da repressore per la formazione della guaina e la sua azione viene in parte bloccata da RA2 (RAMOSA 2), il fattore di trascrizione della famiglia dei LOB (Lateral Organ Boundary) importante nella formazione del tessuto SPM. Inoltre la proteina BA1 (BARREN STALK 1) transita dal dominio "Boundary domain" al nuovo tessuto meristematico e viene fosforilata da BIF2. A supporto di questo modello vi è lo studio del fenotipo dell'infiorescenza maschile del mutante di mais *ba1*. Il mutante, in seguito alla mancanza di BA1 che agisce da inibitore nella formazione delle foglie, mostra una infiorescenza maschile completamente avvolta dalla guaina. Inoltre, la proteina BIF2 sembra essere coinvolta nella regolazione di ZmPIN1a, quindi nel trasporto polare dell'auxina (Gallavotti et al., 2008b).

4. LO SVILUPPO DELLA CARIOSSIDE: L'ENDOSPERMA

La cariosside di mais è un frutto secco indeiscente inserito sul rachide attraverso un pedicello che connette il seme al sistema vascolare della pianta. La cariosside è composta dal tegumento derivato dall'ovaio, il pericarpo, che avvolge l'endosperma e l'embrione. L'endosperma possiede un contenuto genetico materno e paterno in rapporto 2:1. Nei cereali persiste fino alla fase di germinazione accumulando sostanze di riserva come amido e proteine. L'endosperma è un sistema complesso che ha lo scopo di fornire sostegno all'embrione ed il suo studio permette di comprendere come ogni tessuto che lo compone concorre all'accumulo delle riserve di carboidrati e proteine. Di seguito vengono illustrate le tre principali fasi di sviluppo dell'endosperma durante i primi giorni dopo la fecondazione: formazione del coenocita, cellularizzazione attraverso alveolazione e differenziamento dei tessuti (Figura 4).

4.1 Formazione del coenocita e cellularizzazione

In seguito alla doppia fecondazione il nucleo triploide inizia una serie di divisioni mitotiche senza citochinesi permettendo quindi la proliferazione cellulare e la formazione del coenocita. In questa fase i nuclei sono liberi e condividono lo stesso citoplasma senza la formazione della parete cellulare. La proliferazione ha inizio a livello della parte basale della cariosside e vicino all'embrione, successivamente i nuclei migrano verso la parte antipodale dell'endosperma per poi disporsi lungo tutta la parte periferica della cellula (Leroux et al., 2014). In mais questa fase si conclude a 3 DAP (Day After Pollination) e porta alla formazione di oltre 500 nuclei. L'attività mitotica viene supportata dai tessuti materni, costituito dalla nucella e dal pericarpo, che forniscono i nutrienti necessari, e la velocità di proliferazione dell'endosperma risulta maggiore di quella dell'embrione per garantire un passaggio veloce alle fasi successive di sviluppo e preparare le cellule dell'endosperma all'accumulo dei nutrienti. La fase di cellularizzazione porta alla riduzione della proliferazione cellulare e alla formazione della parete cellulare attorno ai nuclei. Il deposito della parete avviene in seguito alla formazione di un sistema radiale di microtubuli (RMS, Radial Microtubule Systems) che permette l'alveolazione. L'alveolazione

avviene inizialmente attraverso il deposito anticlinale della parete che permette la cellularizzazione attorno al perimetro dell'endosperma, successivamente si estende verso la zona centrale attraverso il deposito periclinale della parete (Leroux et al., 2014). In mais, il processo di cellularizzazione si conclude tra 3 e 6 DAP (Sabelli and Larkins 2009a).

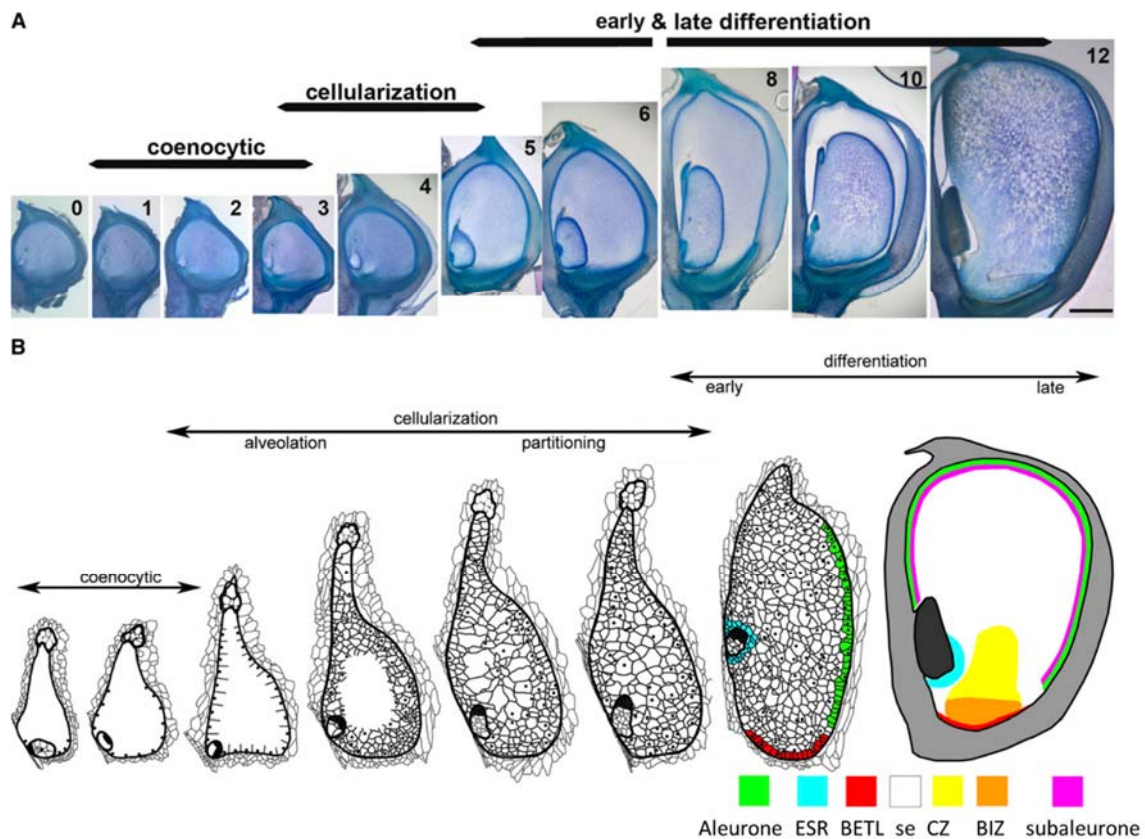


Figura 4. Rappresentazione dello sviluppo dell'endosperma di mais negli stadi precoci: A) sezione longitudinale di endosperma B73 da 0 a 12 DAP (Day After Pollination) utilizzando la colorazione con Toluidina blu. (0) Cariosside con sacco embrionale non fecondato. (1-3) Cariossidi di simile dimensione con piccolo coenocita. (4-6) Sviluppo dell'endosperma in seguito alla completa cellularizzazione. (6-12) Fase di differenziamento dei tessuti. B) Schema delle principali fasi di sviluppo nell'endosperma e localizzazione dei tessuti differenziati. Abbreviazioni: ESR, Embryo Surrounding Region; BETL, Basal Endosperm Transfer Layer; SE, Starchy Endosperm; CZ, Conducting Zone; BIZ, Basal intermediate zone (Leroux et al., 2014).

4.2 Formazione dei tessuti specializzati

La fase di differenziamento dei tessuti dell'endosperma porta alla formazione di quattro strutture specializzate, definite fin dalle prime fasi della cellularizzazione attraverso il posizionamento delle cellule ed un meccanismo specifico di espressione genica. I quattro tessuti sono: BETL (Basal Endosperm Transfer Layer), aleurone, ESR (Embryo Surrounding Region) ed endosperma amidaceo.

4.2.1 BETL (Basal Endosperm Transfer Layer)

Il BETL (Basal Endosperm Transfer Layer) è un tessuto formato da tre strati di cellule collocato nella parte basale dell'endosperma. Il loro differenziamento inizia precocemente, ancora prima che si concluda la fase di cellularizzazione e già a 8 DAP si distinguono le cellule con peculiari caratteristiche morfologiche (Olsen, 2004). Le cellule di trasferimento (TC) sono relativamente grandi e allungate con un'estensione della parete cellulare 20 volte maggiore rispetto alle normali cellule (Zheng et al., 2010) e possiedono un citoplasma denso. Il mutante di mais *emp4* (*empty pericarp4*) non produce una proteina che regola l'espressione dei geni mitocondriali, con la conseguente mancanza dello sviluppo del BETL e dell'endosperma (Gutierrez-Marco et al., 2007). L'aumento della superficie cellulare permette un facile assorbimento dei soluti (aminoacidi, saccarosio e monosaccaridi) che vengono forniti attraverso il pedicello. Recenti analisi morfologiche (Leroux et al., 2014) hanno evidenziato la presenza di un nuovo tessuto presente al di sopra del BETL, il BIZ (Basal Intermediate Zone). Le cellule del BIZ si presentano meno reticolate e con un'estensione cellulare minore e non evidenziano la presenza del trascritto del gene *MRP-1* caratteristico delle cellule del BETL. La morfologia delle TC sembra essere meno definita negli strati più interni del BETL probabilmente a seguito del gradiente di concentrazione dei fattori di trascrizione che ne definiscono le caratteristiche morfologiche e che si trovano in maggiore quantità nello strato esterno a contatto con il pedicello e in minore quantità verso lo strato più interno (Olsen, 2004). Il fattore di trascrizione *MYB related protein 1* (*MRP-1*) (Gomez et al., 2002) si esprime a partire da 3 DAP. Tale fattore regola l'espressione di altre famiglie geniche che comprendono i fattori di trascrizione *BETL1* e *BETL2* (*Basal endosperm transfer cell layer*) (Gomez et al., 2002), le *BAP* (*Basal layer-type antifungal protein*) (Sabelli and Larkins,

2009a), *Meg-1* (*Maternally Expressed Gene 1*) (Gutierrez-Marco et al., 2004) e *TCRR-1* (*Transfere Cell Response Regulator 1*) (Muniz et al., 2009). Molte di queste proteine possiedono una struttura affine alle proteine antimicrobiche portando quindi ad ipotizzare anche un loro ruolo di difesa contro l'invasione di patogeni. Diversi sono i mutanti nella struttura del BETL, in particolare *miniature1* (*mn1*), deficitario nella produzione dell'enzima invertasi di parete (*Incw2*) che permette il passaggio del saccarosio dal pedicello all'endosperma, creando un gradiente di concentrazione di saccarosio. Il mutante, che presenta ridotti livelli di glucosio e fruttosio all'interno dell'endosperma, possiede ridotte dimensioni della cariosside (Chourey et al., 2012). Un altro mutante di mais interessante è *globby1-1* (*glo1-1*) che mostra anomalie in fase di cellularizzazione del sincizio portando alla formazione della struttura disorganizzata del BETL (Costa et al., 2003).

4.2.2 Aleurone

L'aleurone consiste in un singolo strato di cellule che circonda l'intero endosperma ad eccezione della porzione del BETL. L'aleurone si differenzia tra 6 e 10 DAP ed a 20 DAP predomina la divisione mitotica anticlinale per far fronte all'aumento di dimensione dell'endosperma. A maturazione della cariosside l'aleurone si compone di circa 250.000 cellule (Olsen, 2004). Le cellule appaiono di forma cuboidale, con denso citoplasma, pochi e piccoli vacuoli e con la capacità di accumulare antocianine responsabili della colorazione della cariosside. Al di sotto dello strato di aleurone si trova quello del subaleurone, tessuto meristematico formato da cellule di dimensioni simile all'aleurone, un citoplasma meno denso e ricco di vacuoli, ma con la capacità di dividersi e differenziarsi sia in cellule dell'endosperma amidaceo che dell'aleurone (Leroux et al., 2014). L'aleurone viene definito l'unico tessuto "vivo" dell'endosperma perché a maturazione le sue cellule vengono indotte dall'acido abscissico ad acquisire tolleranza all'essiccamento, mentre le cellule dell'endosperma amidaceo vanno incontro alla morte cellulare programmata (PCD, Programmed Cell Death). All'inizio della germinazione, l'embrione produce le gibberelline che inducono le cellule dell'aleurone al rilascio di idrolasi utilizzate per mobilitare le sostanze di riserva racchiuse nelle cellule dell'endosperma (Sabelli and Larkins 2009a). Diversi mutanti di mais modificano la struttura dell'aleurone come *defective kernel 1* (*dek1*) (Lid e al. 2002), *crinkly4* (*cr4*) (Becraft et al., 1996) e *supernumerary aleurone1* (*sal1*) (Shen et al., 2003). Il mutante *dek1*

manca dello strato di aleurone, lasciando inalterato quello del BETL. Le cellule di aleurone mantengono la plasticità per lungo tempo. Queste cellule possono variare il loro stato di differenziamento da aleurone a cellule del tessuto amidaceo e viceversa riprogrammando l'assetto genetico anche durante le ultime fasi di maturazione della cariosside. Il mutante *cr4* manca di porzioni di aleurone a causa dell'assenza del recettore chinasi CR4; *sal1* presenta un aleurone pluristratificato causato dalla mutazione del gene *sal1* che regola negativamente *Dek1* e *Cr4* coinvolti nella fase di specializzazione delle cellule di aleurone (Becraft et al., 2010).

4.2.3 ESR (Embryo Surrounding Region)

L'ESR (Embryo Surrounding Region) determina la cavità in cui va a formarsi l'embrione. Questo tessuto è ben caratterizzato in mais ed è formato da diversi strati cellulari che a 4 DAP avvolgono completamente le prime cellule dell'embrione, per poi ritirarsi a 12 DAP e circondare solo la porzione del sospensore. Il tessuto si differenzia al termine della cellularizzazione dell'endosperma e le cellule, le più piccole dell'endosperma, possiedono un citoplasma denso e ricco in piccoli vacuoli. Le cellule dell'ESR possiedono un'alta attività metabolica e hanno la funzione di fornire zuccheri all'embrione attraverso un sistema apoplastico, di creare una barriera difensiva contro i patogeni e di essere una superficie di scambio di segnali con l'endosperma (Cossegal et al., 2007; Balandin et al., 2005). Evidenze del suo ruolo difensivo vengono fornite dalla presenza dei trascritti *ZmAE3* e *ZmEsr6* le cui proteine presentano un'ampia attività antimicrobica. I trascritti *ZmEsr1-3* invece generano un segnale di interazione tra l'embrione e l'endosperma (Sabelli and Larkins 2009a).

4.2.4 Endosperma

La parte amidacea (Starchy Endosperm, SE) si colloca nella zona centrale dell'endosperma e rappresenta il tessuto più esteso della cariosside. Il suo differenziamento inizia al termine della cellularizzazione e, attraverso una divisione mitotica intensa, si ha il riempimento in modo irregolare della parte interna dell'endosperma. Le cellule si presentano di grandi dimensioni e con un alto numero di vacuoli e amiloplasti. Attraverso l'analisi morfologica si è potuto individuare un secondo tessuto collocato tra BIZ e l'endosperma amidaceo, composto da cellule

più allungate e con nuclei più grandi rispetto alle cellule del SE, il CZ (Conducting Zone) (Leroux et al., 2014). All'interno delle cellule dell'endosperma amidaceo si producono le sostanze di riserva come amido e proteine. L'amido è un polisaccaride composto da amilosio e amilopectina, due polimeri di α -glucani che formano strutture cristalline all'interno dei granuli di amido degli amiloplasti. In mais inizia ad accumularsi a partire da circa 10 DAP e la quantità finale è correlata al numero di cellule. Per questo motivo risulta di fondamentale importanza la fase di divisione cellulare (inizio, durata e fine) per determinare non solo il numero di cellule presenti e le dimensioni finali dell'endosperma, ma anche per il grado di riempimento della cariosside (Sabelli and Larkins 2009a). Anche le proteine vengono accumulate all'interno delle cellule e costituiscono il 10-12% della massa totale dell'endosperma contribuendo a determinare i valori nutrizionali alla cariosside. Le proteine maggiormente rappresentate sono le prolamine, o zeine, che iniziano ad esprimersi a partire dai 10 DAP (Olsen et al., 2001). Sono stati caratterizzati diversi mutanti di mais deficitari nelle dimensioni dell'endosperma tra cui quelli della famiglia *empty pericarp* (*emp*), in particolare *emp2* che presenta una cariosside appiattita e risulta carente nella produzione della proteina HSBP1 (Heat Shock Factor Binding Protein 1) che regola negativamente la risposta delle cellule allo stress termico (Gutierrez-Marcos et al., 2007); la famiglia *defective endosperm* (*de*) anch'essi di dimensioni ridotte rispetto al wild-type. Uno dei mutanti *de* meglio caratterizzati è *de18* che presenta la riduzione della concentrazione di auxina nell'endosperma a seguito della mutazione del gene *ZmYuc1* codificante per la flavino monossigenasi coinvolta nella biosintesi dell'acido indol-3-acetico (Bernardi et al., 2012). Fra i mutanti di mais che presentano un contenuto ridotto in proteine si ricorda *opaque2* (*o2*) che codifica per una proteina regolatrice della sintesi delle zeine (Wu et al., 2010).

4.3 I cicli cellulari nello sviluppo dell'endosperma

Tre sono i cicli cellulari che si susseguono durante lo sviluppo dell'endosperma (Figura 5). Il primo ciclo cellulare, di cui si hanno a disposizione poche informazioni, permette che all'interno della cellula fecondata si abbia lo sviluppo del coenocita attraverso la mitosi senza citochinesi. Il secondo ciclo cellulare è rappresentato dalla fase mitotica vera e propria che permette l'incremento del numero di cellule nell'endosperma contribuendo alla determinazione delle

dimensioni finali della cariossida matura. Il terzo ciclo cellulare che caratterizza l'endosperma è la endoreduplicazione che permette di aumentare il contenuto di DNA cellulare attraverso continui cicli di duplicazione senza condensazione della cromatina, segregazione dei cromatidi e citochinesi, creando quindi uno stato di poliploidia cellulare.

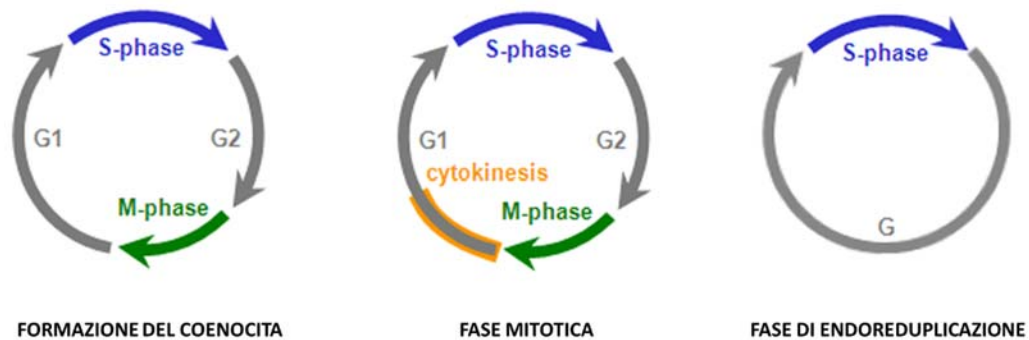


Figura 5. Rappresentazione schematica dei tre cicli cellulari che avvengono all'interno dell'endosperma nelle prime fasi di sviluppo. La formazione del coenocita è caratterizzata da mitosi senza citochinesi, la fase successiva è quella mitotica con citochinesi e la fase di endoreduplicazione è caratterizzata dall'alternarsi dello stadio G e di quello della duplicazione S.

La fase di divisione mitotica avviene dopo la cellularizzazione e si estende in tutto l'endosperma con un'attività massima a circa 10 DAP (Dante et al., 2014a). Le mitosi nella parte centrale dell'endosperma terminano a circa 12 DAP, mentre nelle zone periferiche come aleurone e subaleurone continuano fino a 20-25 DAP. Fra 8 e 12 DAP l'endosperma cresce rapidamente riempiendo la zona occupata dalla nucella. La endoreduplicazione invece ha inizio a partire da 8-10 DAP (Sabelli and Larkins 2009b) solo in poche cellule interne dell'endosperma per poi espandersi gradualmente a tutte le cellule. Il passaggio dalla fase di mitosi a quella di endoreduplicazione avviene gradualmente portando alla formazione di un gradiente di dimensione cellulare che vede cellule più grandi all'interno dell'endosperma e di dimensioni ridotte verso le zone periferiche (Bernardi et al., 2012). La endoreduplicazione porta ad uno stato di poliploidia delle cellule e attiva il processo di produzione del materiale di riserva (Sabelli and Larkins 2009b). E' stato dimostrato che l'auxina stimola la endoreduplicazione nucleare in mais

attraverso la variazione di concentrazione tra auxina e citochinine (Lur and Setter, 1993). Inoltre, si ipotizza che la fase di endoreduplicazione abbia la funzione di incrementare lo stato trascrizionale della cellula, guidare l'endosperma nella fase di maturazione creando una riserva di nucleotidi utili all'embrione in fase di germinazione (Sabelli e Larkin, 2008b).

4.4 L'azione degli ormoni nella cariosside

Lo sviluppo dei tessuti della pianta avviene attraverso l'interazione di segnali che agiscono tra loro in modo sinergico o antagonistico. Gli ormoni costituiscono i principali segnali che permettono il corretto sviluppo della cariosside. Non solo l'auxina contribuisce allo sviluppo dell'endosperma e dell'embrione, ma anche le citochinine (CKs), i brassinosteroidi (BRs), l'acido abscissico (ABA) e le gibberelline (GAs) concorrono al controllo dello sviluppo della cariosside.

Le citochinine, insieme all'auxina, promuovono la divisione cellulare, lo sviluppo ed il differenziamento (Rijavec et al., 2009). La concentrazione delle citochinine viene regolata dalla presenza degli enzimi IPT (Isopentenyl transferases) (Blackweel e Horgan, 1994) deputati alla biosintesi e dagli enzimi CKX (Citochinine deidrogenasi) che degradano le citochinine in modo irreversibile. Nella cariosside di mais a livello del pedicello, dell'endosperma e dell'embrione, si ha rispettivamente l'espressione dei geni *Zmlpt1*, *Zmlpt2* e *Zmlpt10* e di numerose *Ckx* (Brugierè et al., 2008). Day et al. (2008) hanno identificato i geni *Histidine-containing phosphotransfer proteins* (AHPs) che mediano la risposta alle citochinine. Le proteine istidina chinasi (AHKs), legate alle citochinine, fosforilano le proteine AHPs che entrano nel nucleo della cellula e trasferiscono il gruppo fosfato alle proteine ARR (Arabidopsis Response Regulators). Le proteine ARR, legandosi al DNA, controllano l'espressione dei geni attraverso una regolazione negativa favorita dalle proteine ARR di tipo A, e dalla regolazione positiva ad opera delle proteine ARR di tipo B. Inoltre è stato osservato che associata alla presenza delle proteine ARR di tipo B vi sono altre proteine mediatrici, le CRF (Cytokinin Response Factor), che si accumulano rapidamente con l'aumento della concentrazione delle citochinine. In particolare, nel seme di Arabidopsis viene rilevata l'espressione dei geni *ARR21*, *ARR19*, *ARR18* e *ARR8* associata a quella dei geni *CRF2* e *CRF3*. La concentrazione di citochinine è fondamentale nella determinazione delle dimensioni finali della cariosside perché legata all'attività mitotica cellulare. Come si osserva nei mutanti di Arabidopsis *AtCkx1* e *AtCkx3*, la mancanza degli enzimi coinvolti nella degradazione delle

citochinine causa un eccessivo incremento dell'ormone e il conseguente aumento delle dimensioni della cariosside (Werner et al., 2003). Le citochinine controllano la divisione cellulare influenzando l'attività delle cicline: in *Arabidopsis* l'ormone interagisce con l'attività della ciclina CycD3 (Riou-Khamlichi et al., 1999), mentre in mais con l'attività delle cicline CycD3 e CycD2 (Gutierrez et al. del 2005). Chen et al. (2014a) hanno studiato la relazione tra l'auxina e le citochinine analizzando la localizzazione degli ormoni all'interno di cariosside di mais durante le fasi di sviluppo dell'endosperma. La concentrazione delle citochinine è elevata fin dalle prime fasi di sviluppo. A 3 DAP sono presenti a livello del coenocita e della nucella, a 4 DAP si localizzano nel tessuto dell'endosperma attorno alle cellule del pro-embrione ed a 6 DAP la loro massima concentrazione è a livello del tessuto BETL in fase di differenziamento. Durante la fase di sviluppo dell'endosperma la concentrazione delle citochinine tende a diminuire a 7-8 DAP, ma rimane comunque alta nella regione apicale dell'endosperma ed in quella del BETL. L'auxina sembra avere un comportamento opposto a quello delle citochinine. La sua concentrazione aumenta a 4 DAP all'interno dell'endosperma e rimane elevata nella zona adiacente nel pro-embrione, mentre a 7-8 DAP l'auxina circonda le cellule dell'embrione e si espande verso l'interno dell'endosperma. L'antagonismo tra l'auxina e le citochinine è stata studiata in *Arabidopsis* durante la formazione della radice embrionale. La presenza temporanea e antagonista dell'auxina sulle citochinine promuove la formazione delle cellule nella fase di formazione del sistema radicale (Muller et al., 2008).

I brassinosteroidi, un ormone steroideo, possiedono un ruolo fondamentale nello sviluppo della cariosside. I brassinosteroidi concorrono con l'auxina e le citochinine a regolare le dimensioni e la forma della cariosside; nella fase di germinazione agiscono in sinergia con le gibberelline e sono antagoniste dell'acido abscissico (Leubner-Metzger et al., 2001; Zhang et al., 2009). I meccanismi che permettono la regolazione delle dimensioni della cariosside rimangono ancora poco chiari. L'importanza della presenza dei brassinosteroidi viene evidenziata attraverso lo studio dei mutanti di *Arabidopsis* carenti nella produzione dei brassinosteroidi o nel segnale di risposta all'ormone (Jiang et al., 2013). Il fenotipo dei mutanti deficitari nella produzione dei brassinosteroidi causa la formazione di piante e semi di ridotte dimensioni. Questo fenotipo viene riscontrato anche in mutanti di mais per la biosintesi dei brassinosteroidi: *nana plant 1* (*na1*) è mutato a livello del gene *ZmDET2*, ortologo di *Arabidopsis DET2* (Harting and Beck, 2006; Hartwing et al., 2011); *brassinosteroid-deficient dwarf1* (*brd1*) è mutato nel gene codificante per

la proteina brC-6 ossidasi che catalizza l'ultimo passaggio della biosintesi (Makarevitch et al., 2012). Lo sviluppo della cariosside viene principalmente regolato dalla presenza delle proteine BRASSINAZOLE RESISTANT 1 (BRZ1) la cui attività varia in base allo stato di fosforilazione dettato dalla presenza dei brassinosteroidi e dalla proteina chinasi BIN2. Lo studio condotto in *Arabidopsis* da Wen-Bo e Wen-Hui (2013) evidenzia come la proteina BRZ1 svolga un ruolo nella regolazione di numerosi geni e fattori di trascrizione coinvolti nella determinazione delle dimensioni finali di cariosside.

L'acido abscissico e le gibberelline esercitano tra loro un'azione antagonista durante lo sviluppo della cariosside. Le fasi di accumulo dei nutrienti nell'endosperma, necessari per la germinazione dell'embrione, e quella di dormienza della cariosside vengono regolate dall'acido abscissico la cui concentrazione aumenta durante lo sviluppo fino alla fase di germinazione. La germinazione viene regolata dalle gibberelline che permettono alla cariosside di uscire dallo stato di quiescenza e di utilizzare le sostanze di riserva accumulate in precedenza (Weber et al., 2005). Il corretto rapporto tra i due ormoni antagonisti (ABA/GAs) permette di stabilire la durata delle fasi di riempimento e di germinazione che può alterarsi se la cariosside è deficitaria nella produzione di acido abscissico (White et al., 2000).

La biosintesi dell'acido abscissico inizia all'interno dei plastidi in cui i carotenoidi vengono utilizzati come precursori. A seguito di una serie di modificazioni strutturali dei composti intermedi si ha la formazione di neoxantina che viene convertita a xantoxina dall'enzima NCED (epoxycaarotenoid dioxygenase) e trasportato nel citosol. Questo è considerato il passaggio principale nella via biosintetica dell'acido abscissico ed è stato caratterizzato in mais attraverso lo studio del mutante *vp14* e l'individuazione del gene *ZmNCED* (Tan et al., 1997). Nel citosol la xantoxina subisce due ulteriori trasformazioni regolate in *Arabidopsis* dal gene *AtABA2*, che codifica per la proteina SDR (Short-chain alcohol dehydrogenase/reductase) (Cheng et al., 2002), e della proteina AAO (Aldehyde oxidase) che determina la produzione di acido abscissico (Seo et al., 2000).

Le gibberelline si trovano in forma non attiva fin dalle prime fasi di sviluppo della cariosside, e l'attivazione viene favorita dall'auxina che incentiva la germinazione dell'embrione (Dorcey et al., 2009). Studi condotti su mono e dicotiledoni hanno evidenziato come l'aumento delle gibberelline avviene subito dopo la formazione del cotiledone. L'ormone induce l'espressione dei geni e l'attivazione degli enzimi proteolitici che degradano le sostanze di riserva come le α -amilasi

presenti nell'aleurone, le proteasi e le glucanasi (Sreenivasulu and Wobus, 2013). Il meccanismo di induzione degli enzimi proteolitici rimane ancora poco chiaro, ma è stato stabilito che le gibberelline incrementano l'espressione dei fattori di trascrizione MYB che si legano al sito promotore dei geni delle α -amilasi e ne inducono l'espressione (Gubler et al., 1995).

4.5 Il cross-talk tra gli zuccheri e gli ormoni nello sviluppo della cariosside

Il saccarosio è il carboidrato principalmente utilizzato dalla cariosside e viene fornito, attraverso il pedicello, all'endosperma dove è scisso in glucosio e fruttosio ad opera delle invertasi presenti nel BETL (Chourey et al., 2012). La creazione di un gradiente di concentrazione di saccarosio permette la formazione di una forza di richiamo dei nutrienti verso l'interno dell'endosperma. Numerosi studi hanno sottolineato come l'accumulo di zuccheri sia associato alla presenza degli ormoni. In particolare, Le Clere et al. (2010) hanno evidenziato la relazione tra il flusso di zuccheri nell'endosperma, l'auxina e la determinazione delle dimensioni finali delle cellule della cariosside. Il mutante di mais *mn1* (*miniature 1*), mutato a livello del gene codificante per la invertasi di parete *Incw2*, presenta ridotte dimensioni della cariosside. La riduzione dei livelli di concentrazione di glucosio e fruttosio all'interno dell'endosperma causati a seguito della mancata scissione del saccarosio, riduce la forza di richiamo dei nutrienti e la concentrazione di IAA. In uno studio condotto da Mishar et al. (2009), è stato dimostrato che il glucosio attiva la trascrizione di numerosi geni della risposta all'auxina, tra cui il gene *ZmYuc* coinvolto nella biosintesi. La invertasi di parete viene influenzata dalla presenza delle citochinine e dall'auxina che ne stimolano l'attività incrementando l'apporto di zuccheri (Roitsch et al., 2003; Lara et al., 2004). Ulteriori studi condotti sul mutante *mn1* mettono in relazione la fase di divisione cellulare con il contenuto di carboidrati e le citochinine. Le citochinine, oltre a stimolare l'attività della invertasi *Incw2*, attivano la ciclina D3. Inoltre la stessa invertasi di parete ed il glucosio, ricavato dalla scissione del saccarosio, regolano positivamente la divisione cellulare agendo sull'attività delle cicline D3 e D2. Nel mutante *mn1* la concentrazione delle citochinine si mostra essere maggiore rispetto al wild-type. La maggiore concentrazione dell'ormone permette di compensare la mancanza dell'azione della invertasi di parete e del glucosio sulla divisione

cellulare. In questo modo la fase di mitosi appare essere più corta nel mutante, ma il numero di cellule che si formano rimangono simili al wild-type (Rijavec et al., 2009).

L'acido abscissico mostra una stretta relazione con la produzione dell'amido, infatti si ha un aumento della concentrazione dell'ormone durante la fase di riempimento della cariosside. Hu et al. (2012) hanno messo in evidenza la relazione tra il gene *ZmSSI* e l'acido abscissico attraverso l'analisi del promotore. Con l'aumento della concentrazione dell'ormone, le sequenze nucleotidiche CACCG e GCCACGCTGC presenti nel promotore del gene vengono riconosciute del fattore di trascrizione ABI4 (ABSCISSIC ACID INSENSITIVE 4) che ne induce la trascrizione.

5. IL MUTANTE *defective endosperm 18 (de18)*

DI MAIS

Nell'endosperma di mais la produzione di IAA è regolata dall'espressione di tre geni triptofano aminotransferasi, *ZmTar*, e dal gene per la flavino monossigenasi *ZmYuc1* (Bernardi et al., 2012). Le prime evidenze del ruolo chiave nella regolazione dell'auxina da parte dei gene *Tar* e *Yuc1* si hanno attraverso studi condotti sul mutante *mn1*. La cariosside di *mn1* mostra ridotti livelli di IAA, un profilo di espressione del trascritto di *ZmTar* uguale a quello nel wild-type, ma una minore espressione del gene *ZmYuc1*. La cariosside del mutante *de18*, del gruppo *defective endosperm*, invece presenta la riduzione dei livelli di IAA a causa della mutazione del gene *ZmYuc1*. Lo studio del mutante *de18* permette di approfondire i meccanismi molecolari che regolano la crescita della cariosside in presenza/assenza di auxina.

Il mutante di mais *de18* presenta una riduzione del 60% delle dimensioni dell'endosperma rispetto al wild-type. I primi studi risalgono a Torti et al., (1986) in cui si analizza il contenuto IAA all'interno della cariosside in diversi tempi di sviluppo (12, 15, 20, 30 e 40 DAP). La concentrazione dell'auxina libera e coniugata è risultata 15 volte inferiore rispetto al suo corrispettivo wild-type. In particolare la carenza di auxina si presenta a livello dei tessuti del BETL, dell'aleurone e dell'ESR (Forestan et al., 2010). A maturità le cariossidi *de18* presentano la riduzione delle dimensioni della sezione trasversale e longitudinale della cariosside, la riduzione del peso e della massa secca, ma un contenuto invariato di proteine (Pasini et al., 2008). Analisi citometriche effettuate su *de18* a 8, 12 e 16 DAP hanno evidenziato una riduzione del numero di cellule e del contenuto di DNA, in particolare a 12 DAP, mentre il volume delle cellule si riduce del 49% a 8 DAP, 61% a 12 DAP e 33% a 16 DAP (Bernardi et al., 2012). La caratterizzazione genetica ha portato a localizzare la mutazione a livello del cromosoma 10, bin 10.03, associato con il marcatore molecolare (SSR) umc1962. Solo attraverso il lavoro di Bernardi et al. (2012) si è individuato che il gene responsabile della mutazione è *ZmYuc1* codificante per la flavino monossigenasi (FMO) di IAA ed espresso in modo specifico nell'endosperma. Il gene è formato da quattro esoni e l'allele mutato differisce dal wild-type per la presenza di 16 SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) e per l'inserzione due paia basi (AG) a livello del primo esone (posizione 567) che causa la

formazione di un codone di stop (Figura 6). Di conseguenza la trascrizione del gene porta alla formazione di una proteina composta da 212 aminoacidi rispetto ai 400 aminoacidi della proteina wild-type, con la conseguente perdita del sito putativo di legame per il NADPH. A livello del sito promotore, nel mutante vi è la presenza di 45 SNPs, 8 inserzioni ed una delezione di 151 paia basi in prossimità del sito TATA box che causa la variazione della lunghezza del promotore portandolo da 1473 a 1334 paia basi.

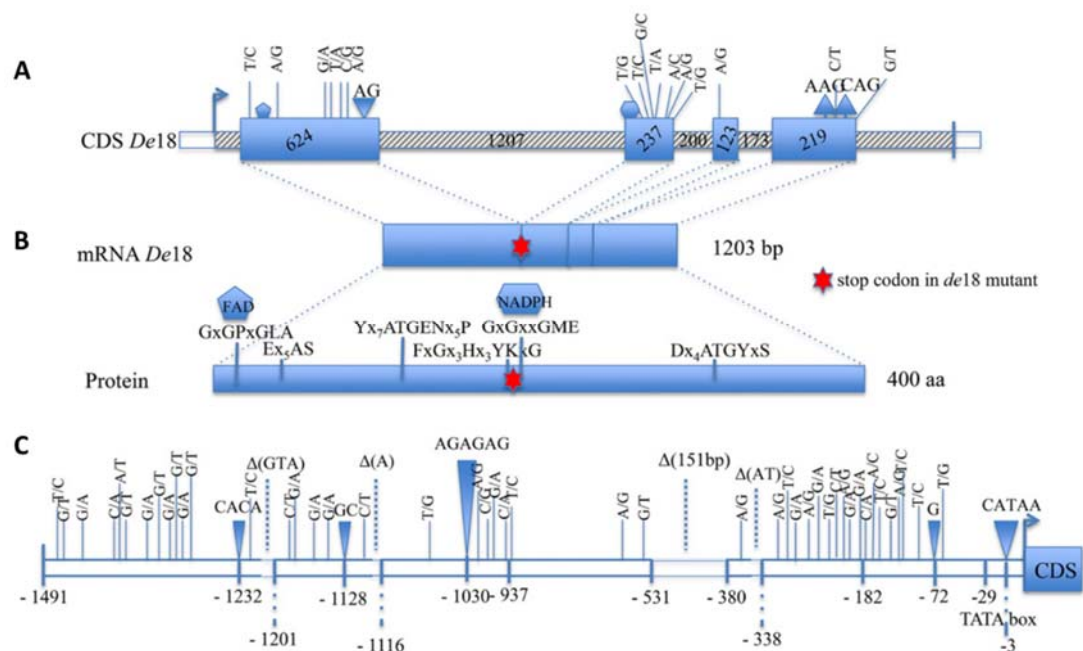


Figura 6. Rappresentazione del gene *ZmYuc1*. (A) Porzione codificante del gene *ZmYuc1* composto da quattro esoni (in blu), e posizione SNPs, inserzioni e delezioni ritrovate in *de18*. L'inserzione AG nel primo esone causa la formazione di un codone di stop. (B) e la formazione della proteina tronca e mancante del sito di riconoscimento per il fattore NADPH. (C) Struttura del promotore del gene *ZmYuc1*, con le indicazioni di SNPs, inserzioni e delle delezione di 151 bp (Bernardi et al., 2012).

Forestan e Varotto (2012) hanno evidenziato che il mutante mostra la sotto espressione del trasportatore dell'auxina *ZmPin1* e variazioni nella morfologia delle proteine di trasporto del BETL. Recenti studi hanno focalizzato l'attenzione sui meccanismi che regolano le crescita dell'endosperma attraverso l'imprinting. Si tratta di un meccanismo molecolare che discrimina

l'espressione di un allele in base alla sua origine parentale. Avviene principalmente nell'endosperma, un tessuto triploide con un apporto genomico materno:paterno in un rapporto 2:1. I meccanismi che regolano l'espressione degli alleli materni (MEGs, Maternally Expressed Genes) e paterni (PEGs, Paternally Expressed Genes) sono stati compresi grazie a studi condotti su *Arabidopsis* e mais. Xin et al. (2013) hanno descritto la dinamica di imprinting nei primi stadi di sviluppo dell'endosperma i mais. I risultati mostrano che a 7 DAP i geni attivati sono principalmente quelli di origine paterna, mentre a partire da 10 DAP quelli di origine materna. In particolare, il gene *ZmYuc1* evidenzia un'espressione di origine paterna a partire da 5 DAP, con un picco a 7-10 DAP per poi decrescere a 15 DAP.

6. SCOPO

La ricerca ha lo scopo di studiare il ruolo dell'auxina nei meccanismi di regolazione dello sviluppo dell'endosperma ed individuare i geni coinvolti nella determinazione finale delle dimensioni della cariosside. L'analisi è stata effettuata sul mutante di mais *de18* (*defective endosperm 18*) deficitario nelle dimensioni dell'endosperma e nei livelli dell'auxina acido indolo-3-acetico (IAA). In un primo momento sono state effettuate analisi morfologiche sulle cariossidi di *de18* e del corrispettivo wild-type B37 a due tempi di sviluppo, 8 e 12 DAP. Successivamente, negli stessi tempi di sviluppo, è stato allestito un esperimento di RNA-seq (RNA sequencing) in cui è stato possibile ottenere risultati di espressione genica differenziale in seguito ad analisi delle Gene Ontology e con l'ausilio del software MapMan. In particolare sono state messe in evidenza differenze nelle vie metaboliche per la biosintesi dei carboidrati, delle proteine, del metabolismo degli ormoni. Inoltre sono stati individuati i geni differenzialmente espressi coinvolti nel ciclo cellulare, nella regolazione dell'espressione genica e nei meccanismi epigenetici. Tali risultati permettono di chiarire i meccanismi di sviluppo dell'endosperma nel mutante a seguito della mancanza di auxina.

7. MATERIALI E METODI

7.1 Materiale vegetale

Il mutante omozigote *de18* (*defective endosperm18*) deriva da una collezione di mutanti *de* (Pasini et al., 2008). Il genotipo *de18* è stato ottenuto per introgressione nella linea B37 al fine di ottenere cariossidi mutate con assetto genetico simile a quelle del wild-type B37. Le piante di B37 e *de18* sono state fatte crescere in campo, autoimpollinate ed i campioni sono stati prelevati a 8, 12, 16 e 20 giorni dopo la fioritura (DAP). Per le analisi morfologiche le cariossidi sono state trattate subito con le soluzioni di fissaggio. Per le analisi dell'amido e del trascrittoma le cariossidi sono state raccolte dalla spiga, pulite dalle glume e conservate a -80°C.

7.2 Analisi morfologiche

Alle cariossidi di B37 e *de18* prelevate ai tempi precoci di sviluppo 8 e 12 DAP sono state eliminate le glume, poi fissate in soluzione contenente FAA (Formaldeide 10%, Acido acetico glaciale 5%, Alcool Etilico 50%), 0.1% Tween®20 (Sigma) e 0.1% Triton™ X-100 (Sigma) applicando il vuoto per 15 minuti. Le cariossidi sono state trasferite in una nuova soluzione di FAA e incubate una notte a 4°C. Il secondo giorno il campione è stato messo in una soluzione di etanolo 70% a 4°C. La fase di disidratazione del campione è avvenuta a 4°C immergendole successivamente in soluzioni di etanolo 85%, 95%, 100% per un'ora ciascuno (il passaggio in etanolo 100% è stato ripetuto due volte). Successivamente i campioni sono stati inclusi in resina in Technovit 1700 (Kulzer® Germany). Le cariossidi sono state trasferite in una soluzione composta di etanolo 100% e resina Technovit 1700 in rapporto 1:1, è stato applicato il vuoto per 30 minuti ed i campioni sono stati incubati una notte a 4°C. Il giorno successivo il campione è stato trasferito in resina Technovit 1700 pura e applicato il vuoto per 30 minuti, poi lasciato a 4°C per una notte. Successivamente la resina con le cariossidi è stata versata all'interno di stampi in ceramica a cui si è aggiunto 1 ml di soluzione indurente. Il campione è stato fatto solidificare a temperatura ambiente per una notte.

Le sezioni delle cariossidi sono state ottenute con tagli trasversali attraverso il microtomo al fine di ottenere sezioni di 12 μm . Le sezioni sono quindi state fissate su vetrino per analisi morfologiche. Per la colorazione si è utilizzata la soluzione Coomassie Brilliant Blue (0.1% Toluidine, 0.6% acido borico) immergendo i vetrini per 15 minuti e lavandoli con successivi passaggi in acqua distillata. L'acquisizione delle immagini è avvenuta attraverso l'utilizzo del microscopio ottico.

7.3 Quantificazione dell'amido

Per la quantificazione dell'amido sono stati analizzati i tempi di sviluppo più tardivi 12, 16 e 20 DAP e conservate a -80°C . Per ciascun tempo di sviluppo sono state effettuate cinque repliche biologiche. L'endosperma ancora congelato è stato isolato dalla cariosside e polverizzato. I campioni così ottenuti (circa 2 grammi) sono stati liofilizzati e 100 mg sono stati usati come materiale di partenza per le analisi. Per la quantificazione dell'amido è stato utilizzato il Total Starch Assay kit (©Megazyme International Ireland 2011). In una falcon da 15 ml contenente il campione sono stati aggiunti 5 ml di soluzione di etanolo 80% ed il miscuglio è stato fatto incubare a $80-85^{\circ}\text{C}$ per 5 minuti. Dopo aver agitato sono stati aggiunti altri 5 ml di soluzione di etanolo 80%. I campioni sono stati centrifugati per 10 minuti a 3000 rpm ed eliminato il surnatante. Il pellet ottenuto è stato sospeso in 10 ml di soluzione di etanolo 80%, mescolato e agitato ed effettuata una seconda centrifugata da cui è stato eliminato il surnatante. A ciascun campione sono stati aggiunti 3 ml dell'enzima α -amylase (diluito 1:30 con il buffer sodio acetato 100 mM, pH 5.0) e incubati in acqua a 100°C per 12 minuti (durante il tempo di incubazione i campioni sono stati mescolati ogni 4 minuti). Dopo aver raffreddato il campione, sono stati aggiunti 100 μl dell'enzima amyloglucosidase, ed incubati per 30 minuti a 50°C . L'intero contenuto è stato trasferito in un matraccio da 100 ml e portato a volume con acqua distillata. La miscela è stata mescolata, prelevata una aliquota di 1 ml e centrifugata per 10 minuti a 3000 rpm. Per ciascun campione ottenuto sono state effettuate due repliche tecniche. Dalla soluzione limpida ottenuta sono stati prelevati 0.1 ml di soluzione a cui sono stati aggiunti 3 ml di reagente GOPOD (contenente p-hydroxybenzoic acid e sodium azide) e la miscela è stata incubata per almeno 20 minuti a 50°C . Per i campioni di controllo sono state utilizzate due soluzioni standard. La prima

soluzione è composta da 0.1 ml D-Glucosio a cui sono stati addizionati 3 ml del reagente GOPOD. Il bianco è stato ottenuto con 0.1 ml di acqua e 3 ml del reagente GOPOD. I valori di assorbanza dei campioni e dei controlli sono stati letti attraverso lo spettrofotometro ad una lunghezza d'onda di 510 nm. Il contenuto in amido è stato calcolato attraverso la seguente formula:

$$\begin{aligned}\text{Amido, \%} &= \Delta A \times F \times FV/0.1 \times 1/100 \times 100/W \times 162/180 = \\ &= \Delta A \times F/W \times FV \times 0.9\end{aligned}$$

In cui:

ΔA	= Assorbanza del campione contro quella del bianco
F	= 100 (μg di D-Glucosio)/ assorbanza di 100 μg di glucosio
FV	= Volume finale di 100 ml
0.1	= Volume del campione analizzato
1/1000	= Conversione da μg a mg
100/W	= Fattore che esprime l'amido in percentuale contenuto nel campione iniziale
W	= Peso in mg del materiale di partenza
162/180	= Valore che considera il D-Glucosio libero e il D-Glucosio anidro

7.4 Estrazione e purificazione di RNA

L'RNA è stato isolato da circa 10 carioidi provenienti da 3 spighe diverse, a costituire tre repliche biologiche. I campioni sono stati pestellati con azoto liquido e mortaio precedentemente sterilizzato e raffreddato. Utilizzando una falcon, sono stati aggiunti 8 ml di soluzione Trifast (Euroclone) a 1 g di campione pestellato, mescolati e centrifugati a 12000 g per 10 minuti a 4°C. E' stato raccolto il surnatante in una nuova falcon e lasciato a temperatura ambiente per 5-10 minuti. Al campione sono stati aggiunti 1.6 ml di cloroformio, mischiato con vortex per 15 secondi, incubato per 5 minuti a temperatura ambiente e centrifugato a 12000 g per 15 minuti a 4°C. E' stata raccolta la fase acquosa in una nuova falcon e aggiunti 4 ml di isopropanolo freddo, mescolato capovolgendo più volte e incubato per 10 minuti a temperatura ambiente e centrifugato a 12000 g per 10 minuti a 4°C. E' stato eliminato il surnatante capovolgendo il tubo,

il pellet è stato lavato con 8 ml di soluzione di etanolo 75%, mischiato con vortex e centrifugato a 7500 g per 5 minuti a 4°C. E' stato eliminato il surnatante e lasciato ad asciugare il pellet per 5-10 minuti. Il pellet è stato poi risospeso con 350 µl di H₂O DEPC e incubato a 55°C per 10 minuti. Il campione è stato successivamente centrifugato per eliminare l'amido in eccesso, ed il surnatante è stato prelevato per le successive analisi di purificazione del RNA con il kit RNeasy Midi Kit (Qiagen) prevedendo la fase di incubazione con DNase I (Sigma) secondo il manuale di riferimento. La concentrazione del trascritto è stata calcolata attraverso analisi fluorimetrica (Qubit, Invitrogen) e spettrofotometrica. La qualità del campione è stata analizzata con il Bioanalyzer (Agilent Technologies) e sono stati considerati campioni di buona qualità quelli con RNA Integrity Number (RIN) maggiore di 8, rapporto 260/280 ~ 2.0 (che indica la contaminazione da proteine) e rapporto 260/230 ≥ 2.0 (che indica l'eventuale presenza di altri contaminanti come EDTA, carboidrati o fenolo).

7.5 Tecnologia RNA sequencing e analisi bioinformatica

L'esperimento di RNA-sequencing è stato effettuato dall'istituto Beijing Genomics Institute (BGI), Shenzhen, China attraverso il metodo di Illumina/GA Hiseq (Illumina, San Diego, CA). Da 20 µg di RNA totale sono stati isolati i trascritti con la coda poly-A attraverso l'utilizzo di Magnetic Oligo (dT) Beads (Illumina). Successivamente i trascritti sono stati frammentati, legati ad adattatori, selezionati i cDNA di circa 200 paia basi, purificati e amplificati con PCR attraverso la tecnica del Paired-End sequencing. La metodica permette di sequenziare entrambe le estremità del frammento e generare sequenze di alta qualità, individuando per esempio i frammenti e gli elementi ripetuti nel genoma, i nuovi trascritti ed i geni fusi. La validazione delle sequenze è stata effettuata con la tecnologia Agilent Technologies 2100 Bioanalyzer utilizzando il kit Agilent DNA 1000 chip ed il sequenziamento con Illumina Genome Analyzer IIx.

Le sequenze sono state filtrate eliminando i duplicati, le reads con il 10% di basi non identificate e con una lunghezza compresa tra i 50 ed i 90 nucleotidi. Successivamente le sequenze sono state allineate sul genoma di riferimento di mais versione 3 (RefGen v3) utilizzando il programma TopHat, mentre la quantificazione dei geni (counting) è avvenuta utilizzando il programma HTseq. Con l'utilizzo del pacchetto DEseq di R, sono stati ottenuti i geni differenzialmente espressi (DEGs = Differential Expressed Genes) e verificata la bontà delle repliche. I DEGs sono stati

selezionati in base al valore del false discovery rate (FDR) minore o uguale a 0.05 e applicando la distribuzione negativa binomiale che permette di ovviare all'influenza delle diverse lunghezze dei geni sul calcolo finale della quantificazione diminuendo così la possibilità di incorrere in errori di valutazione (Wang et al., 2010). Successivamente sono stati effettuati i confronti tra i campioni. Nei confronti tra il mutante ed il wild-type il trascrittoma di *de18* è stato normalizzato con quello di B37, mentre nei confronti all'interno dello stesso genotipo il trascrittoma ottenuto al tempo di sviluppo di 12 DAP è stato normalizzato con quello ottenuto a 8 DAP. I confronti effettuati vengono di seguito elencati:

- 1) trascrittoma di *de18* a 8 DAP confrontato con il trascrittoma di B37 a 8 DAP (B37 8 DAP vs *de18* 8 DAP);
- 2) trascrittoma di *de18* a 12 DAP confrontato con il trascrittoma di B37 a 12 DAP (B37 12 DAP vs *de18* 12 DAP);
- 3) trascrittoma di B37 a 12 DAP confrontato con il trascrittoma di B37 a 8 DAP (B37 8 DAP vs B37 12 DAP);
- 4) trascrittoma di *de18* a 12 DAP confrontato con il trascrittoma di *de18* a 8 DAP (*de18* 8 DAP vs *de18* 12 DAP).

I DEGs presi in considerazione per le successive analisi di Gene Ontology e di espressione presentano un Log2 Fold Change uguale o maggiore di $|1|$ e una significatività minore di 0.05.

7.6 Analisi delle GO (GENE ONTOLOGY)

Il concetto di Gene Ontology (GO) è nato a partire dal 1998 allo scopo di sviluppare un vocabolario che possa descrivere in modo univoco le funzioni geniche e che possa essere utilizzato per tutte le specie di animali e vegetali. Inizialmente furono presi in considerazione solo tre database di organismi modello *Drosophila*, *Saccharomyces* Genome Database (SGD) e Mouse Genome Database (MGD) e successivamente ne furono incorporati altri comprendendo il genoma di piante, animali e microorganismi. Le Gene Ontology sono organizzate in tre macroclassi identificate come *Biological process* (BP), *Molecular function* (MF) e *Cellular component* (CC). La prima macroclasse racchiude le GO che descrivono le operazioni o complessi biologici nel loro insieme; la seconda definisce l'attività biochimica elementare di

ciascun prodotto genico, mentre la terza indica il compartimento cellulare in cui il prodotto genico è attivo (The Gene Ontology Consortium, 2000).

AgriGO (<http://bioinfo.cau.edu.cn/agriGO/>) permette di analizzare l'arricchimento delle GO basandosi su differenti database di specie vegetali. I DEGs ottenuti dai confronti sono stati elaborati con l'analisi SEA (Singular Enrichment Analysis), un metodo che consiste nell'inserire la lista dei geni con il loro codice identificativo in modo tale che possa essere confrontata con un database di riferimento (MaizeGDB) e, tramite analisi statistica, si possano ottenere le GO significativamente arricchite con un p-value inferiore a 0.05.

La pagina di risultati è formata da quattro riquadri. Il primo riquadro, fornisce le informazioni riguardo il numero di geni inseriti con i corrispettivi GO, i geni presi come riferimento ed il numero totale di GO significative. Il secondo riquadro permette di visualizzare i risultati attraverso grafici gerarchici suddivisi per ciascuna macroclasse. In questo caso ogni GO viene rappresentata nel grafico con un colore che varia da giallo a rosso in base alla crescente significatività, dando informazioni riguardo i geni coinvolti per ciascuna GO e le interazioni che intercorrono tra queste. La terza parte permette di visualizzare i risultati attraverso un grafico a barre che può raggruppare le tre macroclassi, mostrando solo le GO significative, il numero di geni inseriti e quelli della lista di riferimento. Infine la quarta parte riassume nel dettaglio i risultati ottenuti e permette di visualizzare solo le GO di interesse attraverso una selezione manuale.

Nel nostro caso, i risultati sono stati analizzati suddividendo i DEGs ottenuti nei confronti in sovra espressi e sotto espressi al fine di individuare con più precisione le GO arricchite. Sono state prese in considerazione le macroclassi *Biological process* e *Molecular function* ed i risultati sono stati visualizzati attraverso i grafici gerarchici (Materiale Supplementare).

7.7 Analisi dell'espressione genica

Il software MapMan, <http://mapman.gabipd.org/>, fornisce una visualizzazione su larga scala del profilo di espressione del genoma e permette di suddividere i geni in 35 categorie definite "BINs" che descrivono il metabolismo primario, quello secondario ed i processi cellulari. Ciascun "BIN" presenta un proprio codice numerico univoco (ad esempio bin 2 corrisponde a "Metabolismo principale dei carboidrati") che si estende in modo gerarchico ai "subBIN" (ad esempio bin 2.1 corrisponde a "metabolismo primario dei carboidrati.sintesi" = 2.1).

Tabella 1: Elenco delle 35 categorie con relativo numero “Bin”, utilizzate da MapMan per raggruppare i geni.

BIN	Categoria	BIN	Categoria
1	Fotosintesi	18	Sintesi di cofattori e vitamine
2	Metabolismo principale dei carboidrati	19	Sintesi di tetrapirroli
3	Metabolismo minore dei carboidrati	20	Stress
4	Glicolisi	21	Redox
5	Fermentazione	22	Sintesi di poliamine
6	Ciclo del glicosilato	23	Metabolismo dei nucleotidi
7	Ciclo OPP	24	Biodegradazione xenobiotica
8	Ciclo di Krebs	25	Metabolismo C1
9	Trasporto elettrico nei mitocondri/sintesi della ATP	26	Famiglia enzimatica eterogenea
10	Parete cellulare	27	RNA
11	Metabolismo dei lipidi	28	DNA
12	Assimilazione dell’azoto	29	Proteine
13	Metabolismo degli aminoacidi	30	Attivazione del segnale
14	Assimilazione dello zolfo	31	Cellula
15	Metalli	33	Sviluppo
16	Metabolismo secondario	34	Trasporto
17	Ormoni	35	Nessuna GO, nessuna annotazione

I dati da analizzare devono presentare il codice identificativo del gene e la sua espressione che deve essere compresa tra -10 e +10 Log2 Fold Change. Tali dati vengono confrontati con un file di riferimento scaricabile dal sito di MapMan e specifico per ciascun organismo, in cui si indicano i geni suddivisi nei “BIN” e “subBIN” e la rispettiva annotazione. Quello che si ottiene è la visualizzazione di mappe rappresentanti le vie metaboliche ed i geni sono rappresentati come riquadri con diversa gradazione di colore che varia in base al gradiente di espressione (ad es. da rosso che corrisponde all’espressione -10 a blu che corrisponde a +10.)

8. RISULTATI

8.1 Analisi morfologiche

Le analisi morfologiche sono state effettuate su cariossidi della linea wild-type B37 e del mutante *de18* a 8 e 12 DAP, tempi ritenuti fondamentali nello sviluppo e nel differenziamento dei tessuti (Figura 7). A 8 DAP l'endosperma occupa solo una piccola porzione dell'intera cariosside lasciando spazio alla nucella. Nel wild-type (Fig. 7A) e nel mutante (Fig. 7B) l'endosperma si presenta completamente cellularizzato, ma risulta difficile distinguere la strato basale del BETL. A 12 DAP sia nel wild-type (Fig. 7C) che nel mutante (Fig. 7D) la nucella lascia completamente spazio all'endosperma che aumenta di dimensione. L'aleurone circonda l'intero endosperma con uno strato di singole cellule, ad eccezione della parte basale dove si colloca il BETL, in prossimità del pedicello. A 12 DAP è possibile distinguere l'embrione in fase di formazione e le cellule dell'ESR che circondano la parte del sospensore. La parte interna dell'endosperma è formata da cellule di dimensioni maggiori deputate al deposito delle sostanze di riserva. Le immagini delle cariossidi intere non permettono di apprezzare differenze significative tra B37 e *de18*, ma evidenziano come non vi siano ritardi nella formazione dei tessuti durante il processo di sviluppo.

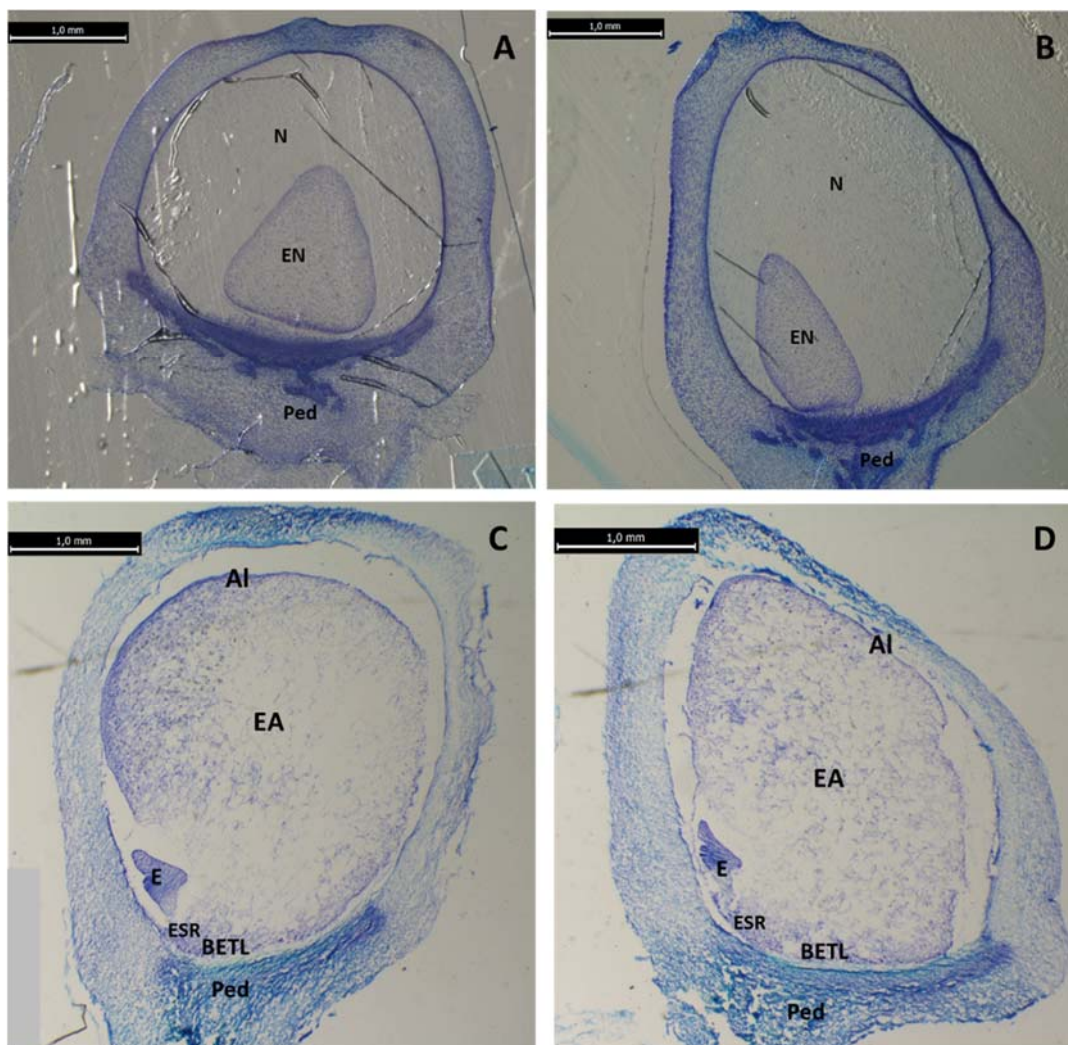


Figura 7. Morfologia della carioside (ingrandimento 4X) di B37 a 8 (A) e 12 (C) DAP e *de18* a 8 (B) e 12 (D) DAP, colorate con Coomassie Brilliant Blue. AL: aleurone, BETL: Basal Endosperm Transfer Layer, E: embrione, EA: endosperma amidaceo, EN: endosperma, ESR: Embryo Surrounding Region, N: nucella, Ped: pedicello.

Le analisi si sono successivamente focalizzate sullo studio della morfologia dell'aleurone e del BETL (Figura 8). Nessuna differenza morfologica è stata riscontrata nell'aleurone tra *de18* e B37 a 8 ed a 12 DAP. Il tessuto si differenzia dal resto dell'endosperma e presenta cellule ordinate di forma cuboidale e monostratificate. Già a 8 DAP sia nel wild-type che nel mutante l'endosperma si presenta sviluppato e mantiene la morfologia caratteristica anche a 12 DAP. Da notare il

gradiente delle dimensioni cellulari che aumentano dall'esterno verso l'interno dell'endosperma, in cui le cellule si differenziano in amidacee.

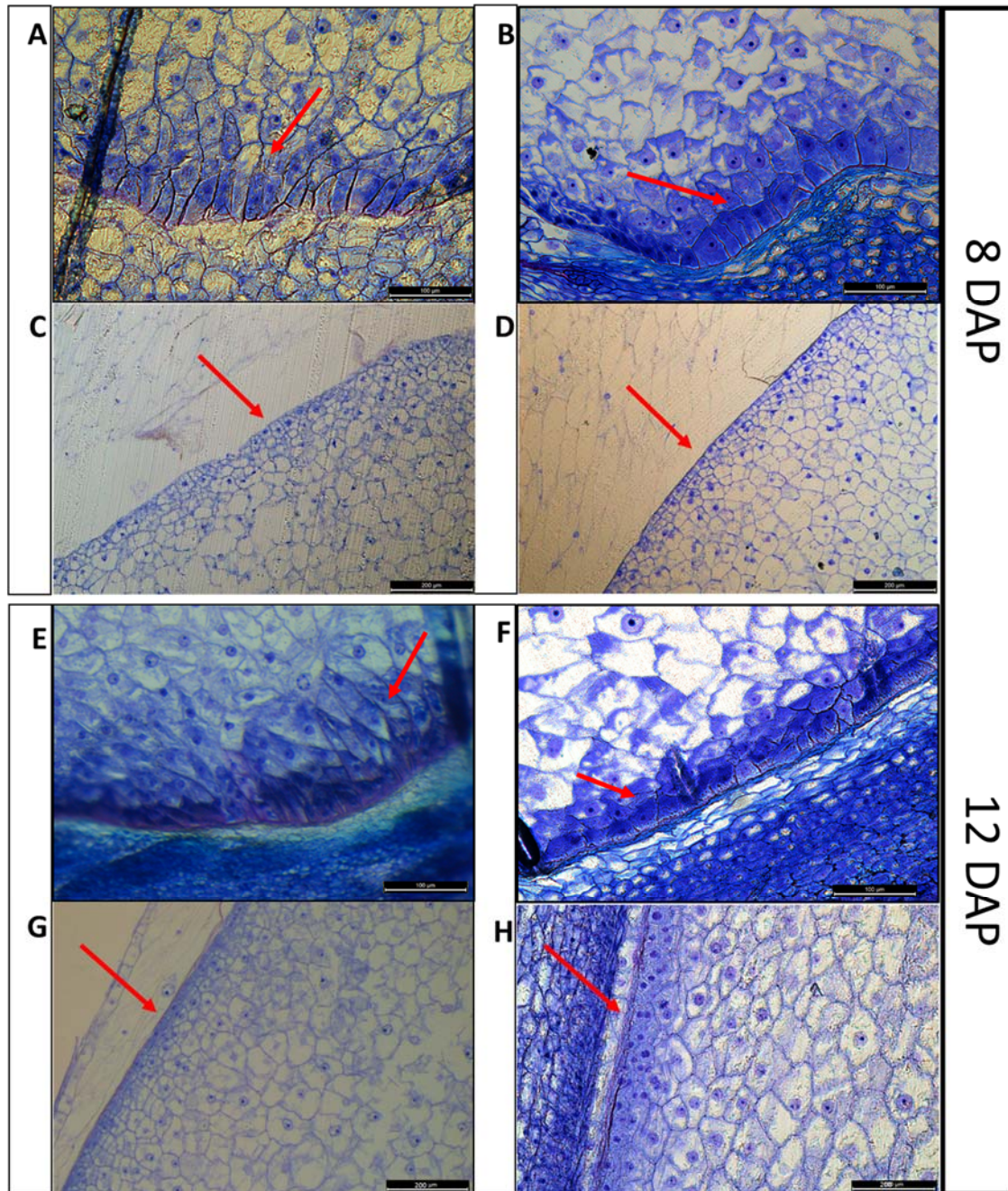


Figura 8. Morfologia dei tessuti dell'endosperma colorate con Coomassie Brilliant (ingrandimento 20X figure A-B, E-F; 10X figure C-D, G-H). Le frecce indicano a 8 DAP il BETL in B37 (A) e in *de18* (B), l'aleurone in B37 (C) e in *de18* (D); a 12 DAP il BETL in B37 (E) e in *de18* (F), l'aleurone in B37 (G) e in *de18* (H).

Il BETL mostra differenze morfologiche tra il wild-type ed il mutante fin da 8 DAP. Le cellule di B37 presentano una forma tipica allungata ed uno strato cellulare spesso sia a 8 che a 12 DAP, mentre le cellule del BETL di *de18* evidenziano una conformazione più appiattita con conseguente formazione di uno strato BETL sottile.

8.2 Quantificazione dell'amido

La quantificazione dell'amido è stata effettuata su tre repliche biologiche utilizzando endospermi di B37 e *de18* a 12, 16 e 20 DAP. Attraverso un saggio colorimetrico e lettura con spettrofotometro, è stato possibile valutare differenze di concentrazione del metabolita tra il wild-type ed il mutante. La concentrazione dell'amido risulta essere molto bassa negli stadi precoci di sviluppo, perché la via di sintesi si attiva al termine della fase di differenziamento cellulare dell'endosperma. La sua concentrazione aumenta durante i tempi di sviluppo e viene immagazzinata nelle cellule interne dell'endosperma come materiale di riserva (Sabelli and Larkins 2009a). La Figura 9 mostra la percentuale di amido contenuta negli endospermi del wild-type e del mutante a 12, 16 e 20 DAP.

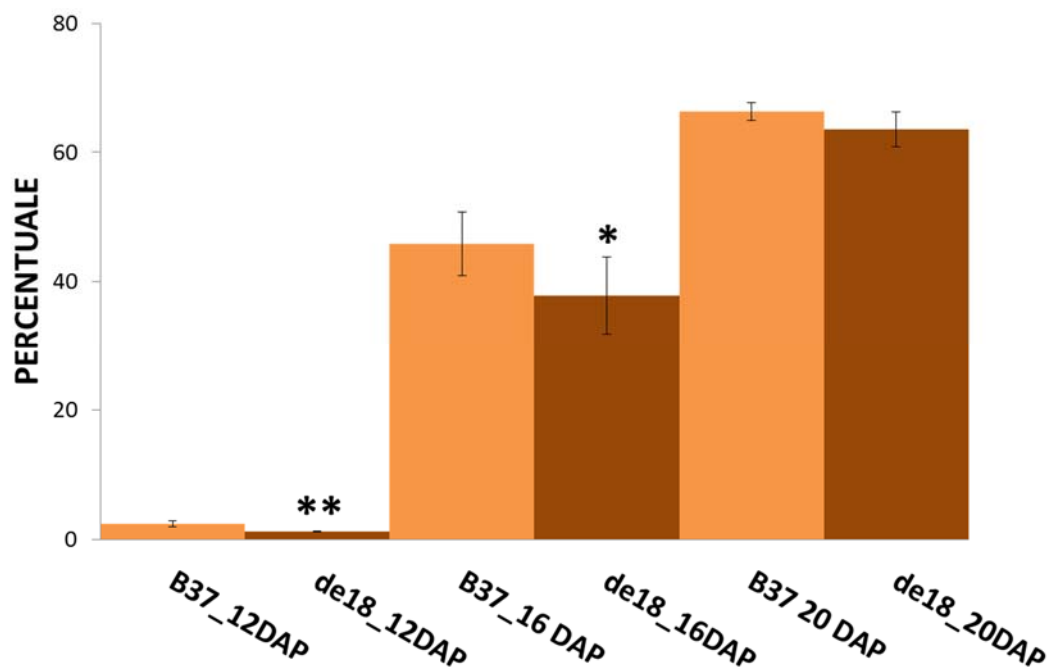


Figura 9. Percentuale di amido sul peso secco dell'endosperma di B37 ed *de18* a 12, 16 e 20 DAP. Significatività ANOVA: ** $\alpha < 0.001$; * $\alpha < 0.05$

A 12 DAP *de18* mostra una riduzione percentuale del 50% nel contenuto in amido rispetto a B37. A 16 DAP in *de18* il contenuto è significativamente inferiore del 17% rispetto a B37. A 20 DAP, le differenze non sono significative tra il genotipo mutante e quello wild type.

8.3 Identificazione dei geni differenzialmente espressi nell'endosperma

I risultati ottenuti dagli esperimenti di RNA sequencing hanno permesso di identificare i geni espressi nell'endosperma del mutante *de18* e del corrispettivo wild-type B37 nelle fasi di sviluppo di 8 e 12 DAP. Con l'utilizzo del pacchetto DEseq di R, sono stati ottenuti i geni differenzialmente espressi (DEGs) e verificata la bontà delle repliche biologiche attraverso il grafico di Heat map (Figura 10). I DEGs, con FDR minore o uguale a 0.05, sono stati confrontati tra loro e sono stati presi in considerazione quelli con un Log2 Fold Change maggiore o uguale a $|1|$. Il grafico mostra la distanza euclidea tra coppie di repliche biologiche calcolata in base ai dati di conta. Attraverso

questa analisi è possibile visualizzare quali campioni sono più simili in base alla loro gradazione di colore.

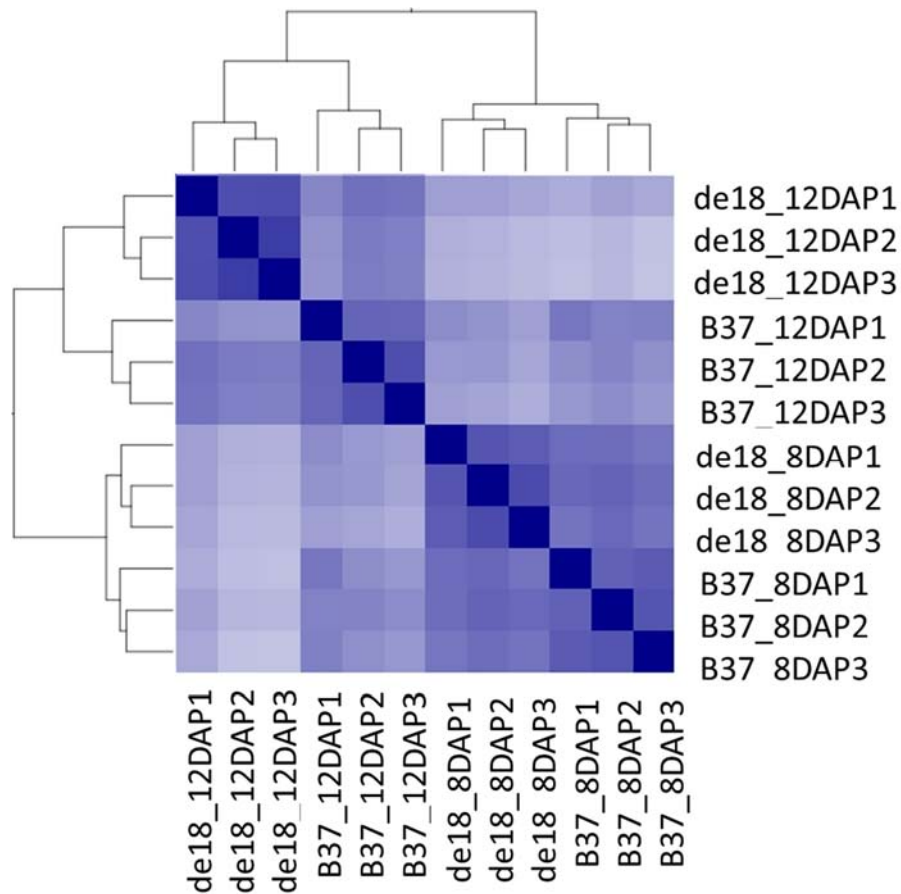


Figura 10. Heatmap ottenuto con il pacchetto DEseq.

Dopo aver verificato la qualità delle repliche sono stati analizzati quattro confronti fra i trascritti al fine di identificare i geni differenzialmente espressi. Dal confronto sono stati selezionati DEGs con valori di p-value α inferiori a 0.05 e Log2 Fold Change uguali o superiori a $|1|$. Il risultato ottenuto dal confronto del trascrittoma tra B37 e *de18* a 8 DAP ha mostrato la presenza di 857 DEGs su un totale di 51923 sequenze; il confronto tra il trascrittoma di B37 e quello di *de18* a 12 DAP mostra 2528 DEGs su un totale di 49721 sequenze; nel confronto tra il trascrittoma di B37 ad 8 DAP ed a 12 DAP su 49519 sequenze identificate, sono rappresentate 2621 DEGs. Confrontando il trascrittoma di *de18* a 8 DAP con quello a 12 DAP si evidenziano 51308 sequenze di cui 6243 DEGs.

La dispersione dei DEGs ed il grafico che rappresenta il numero di DEGs sovra regolati e sotto regolati per ogni confronto vengono mostrati nelle Figure 11 e 12.

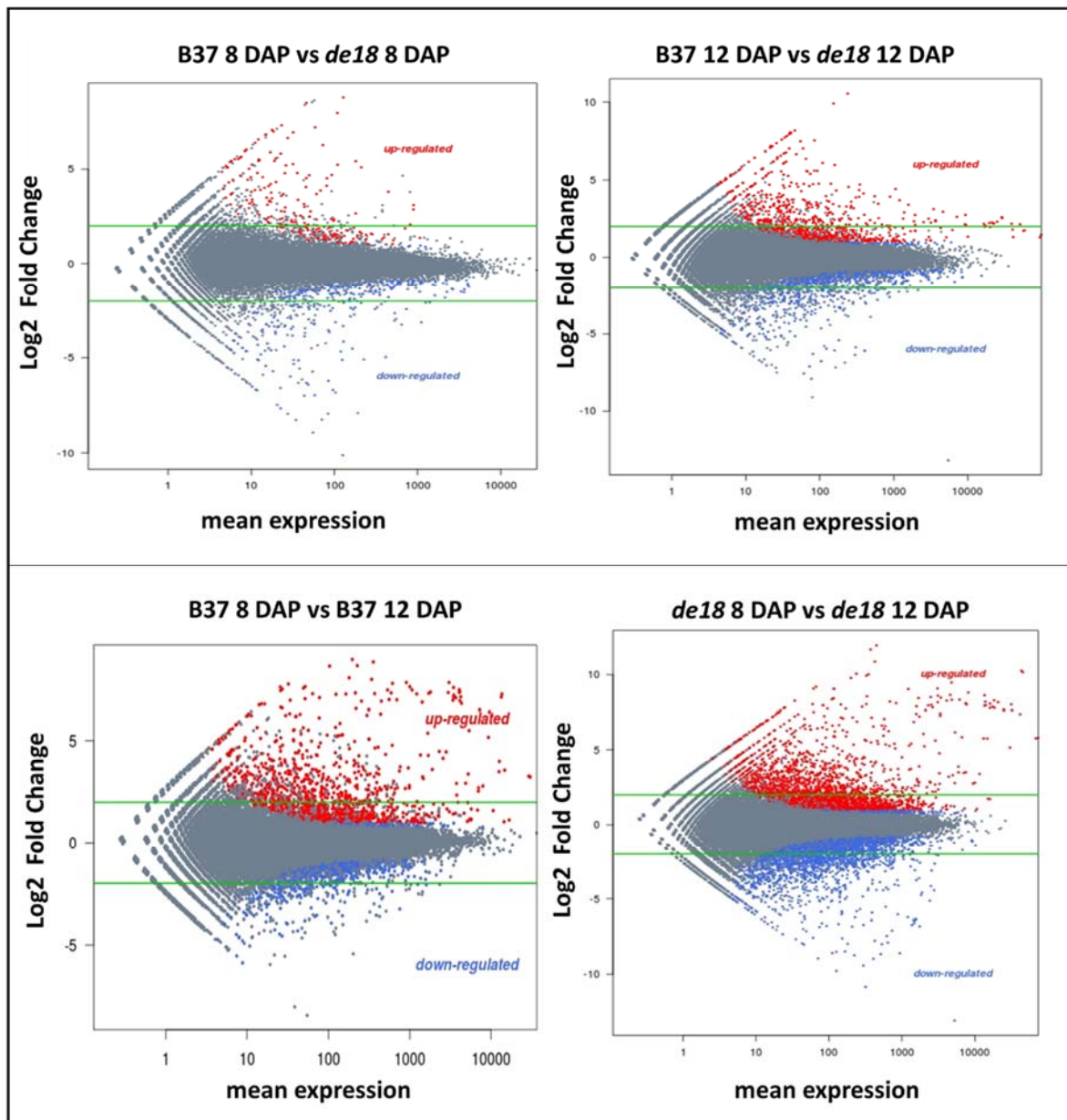


Figura 11. MA Plot generato con DEseq per analizzare la dispersione dei DEGs per ciascun confronto ed identificare la quantità dei sovra espressi (in rosso) e sotto espressi (in blu). Viene confrontato il Log2 Fold Change di ciascun DEGs con la media di espressione dei counting, la linea verde indica la dispersione teorica dei campioni.

La dispersione dei DEGs viene analizzata per ogni confronto rapportando il valore di espressione Log2 Fold Change con la media del numero di counting per ciascun gene. In questo modo è possibile valutare la qualità dei risultati ottenuti e identificare la quantità di geni sovra espressi (in rosso) e repressi (in blu).

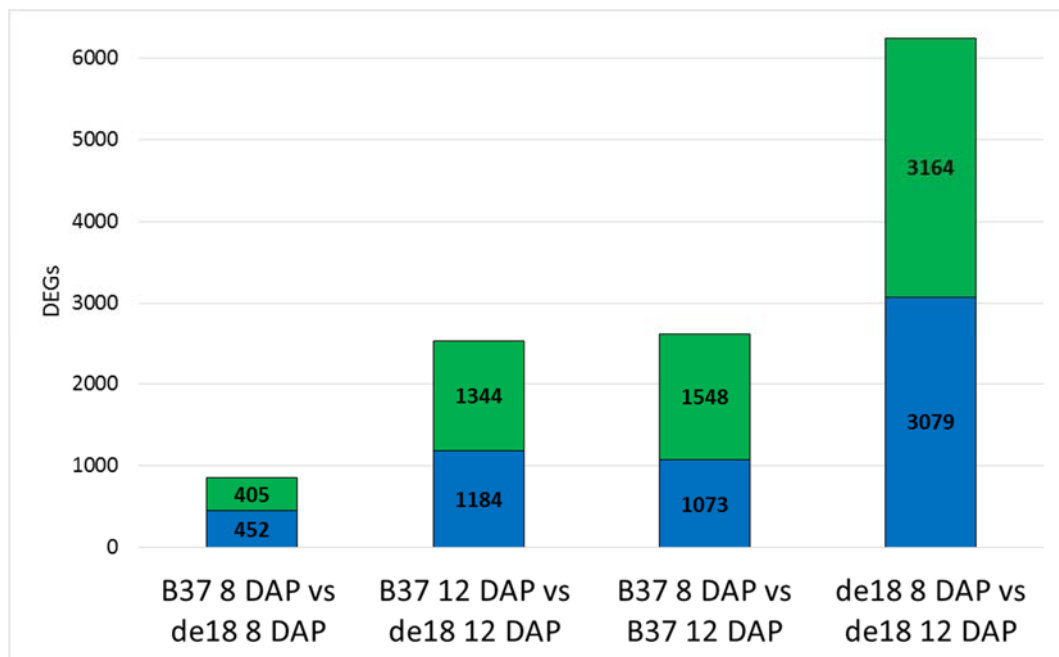


Figura 12. Numero di geni differenzialmente espressi (DEGs) nell'endosperma di B37 e *de18* a 8 e 12 DAP. I DEGs sono stati suddivisi in up (verde) e down (blu) regolati. I confronti sono: B37 8 DAP vs *de18* 8 DAP, B37 12 DAP vs *de18* 12 DAP, B37 8 DAP vs B37 12 DAP, *de18* 8 DAP vs *de18* 12 DAP.

Come atteso, il profilo di espressione trovato nell'endosperma di *de18* si mostra differente dal suo corrispettivo wild-type B37. A 8 DAP nel mutante sono repressi 452 DEGs e sovra espressi 405 DEGs, mentre a 12 DAP i DEGs sotto espressi salgono a 1184 e quelli sovra espressi a 1344. Entro ciascun genotipo e tra i tempi di sviluppo sono stati ritrovati i seguenti DEGs: in B37, passando da 8 DAP a 12 DAP si ha un aumento di espressione di 1548 DEGs, e una diminuzione di espressione di 1073 DEGs invece, nel mutante il confronto tra gli endospermi a 8 DAP con quelli 12 DAP il numero dei DEGs sotto espressi e sovra espressi raddoppia rispetto al wild-type, raggiungendo, rispettivamente, valori di 3164 e 3079.

I DEGs così suddivisi sono stati studiati con il software AgriGO per esaminare le Gene Ontology significativamente presenti ed individuare le classi da prendere in considerazione nelle fasi successive.

Confrontando il trascrittoma a 8 DAP del mutante *de18* a 8 DAP con quello del wild-type B37 a 8 DAP, i DEGs sovra espressi mostrano un arricchimento significativo solo per la classe “Nutrient reservoir activity” con un p-value di $7.92e^{-06}$; mentre non si evidenziano classi arricchite per i DEGs repressi.

Nel confronto tra il trascrittoma di *de18* e quello di B37 a 12 DAP tra i geni sovra espressi, solo la classe del metabolismo delle sostanze di riserva è significativamente arricchita (p-value $5.14e^{-22}$). Invece, i DEGs sotto espressi presentano numerose GO significative della macroclasse *Biological process*. Per poter interpretare meglio i risultati, le GO sono state raggruppate in classi in base alla loro attività biologica. La Tabella 2 raggruppa i risultati in tre classi: “Cellular organization”, “Carbohydrates metabolism” e “Response stimulus”: le significatività di ciascuna GO vengono riportate in Tabella 2.

Tabella 2. Gene Ontology (GO) nella macroclasse *Biological Process* per i DEGs sotto espressi nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP.

	GO	p-value
Cellular organization	GO:0044085 Cellular component biogenesis	5.61E-03
	GO:0043933 Macromolecular complex subunit organization	7.80E-03
	GO:0034621 Cellular macromolecular subunit organization	1.70E-02
	GO:0034728 Nucleosome organization	2.39E-03
	GO:0022607 Cellular component assembly	7.53E-03
	GO:0031497 Chromatin assembly	2.39E-03
	GO:0006334 Nucleosome assembly	2.39E-03
	GO:0065003 Macromolecular complex assembly	5.61E-03
	GO:0034622 Cellular macromolecular complex assembly	9.18E-03
	GO:0065004 Protein-DNA complex assembly	2.39E-03
	GO:0051276 Chromosome organization	1.24E-02
	GO:0006325 Chromatin organization	1.02E-02
	GO:0006333 Chromatin assembly or disassembly	7.85E-03
	GO:0006323 DNA packaging	2.39E-03
Carbohydrates metabolism	GO:0044275 Cellular carbohydrate catabolic process	4.57E-02
	GO:0019320 Hexose catabolic process	4.70E-02
	GO:006007 Glucose catabolic process	4.70E-02
	GO:0006090 Glycolysis	4.57E-02
Response to stimulus	GO:0050896 Response to stimulus	2.06E-02
	GO:0006950 Response to stress	1.27E-02
	GO:0006952 Defense response	7.85E-03

I processi biologici che subiscono maggiori variazioni sono quelli per l'organizzazione cellulare e il metabolismo dei carboidrati. I primi comprendono geni coinvolti in eventi di interazione tra DNA e proteine interessati nella formazione di complessi macromolecolari come i nucleosomi, assemblaggio e organizzazione della cromatina. La variazione del profilo di espressione di questi geni è alla base delle differenze strutturali del DNA e della diversa accessibilità alla fase di duplicazione e trascrizione. Le GO della classe del metabolismo dei carboidrati comprendono geni implicati nel catabolismo del glucosio, in particolar modo nella glicolisi. Questa via metabolica, insieme a quella per la biosintesi dell'amido, è fondamentale per l'assimilazione del saccarosio e accumulo di energia.

Nel confronto dei DEGs di B37 fra 8 e 12 DAP, si evidenziano le GO che vengono significativamente sovra o sottoesprese durante lo sviluppo dell'endosperma. Fra i DEGs sotto espressi si evidenzia la significatività di GO delle macroclassi *Biological process* e *Molecular function*. Anche in questo caso è possibile raggruppare le GO significative in cinque classi riportate in Tabella 3.

Tabella 3. Gene Ontology (GO) nelle macroclassi *Biological process* e *Molecular function* per i DEGs di B37 sotto espressi nel confronto tra 8 e 12 DAP.

	GO	p-value
Carbohydrates metabolism	GO:0005975 Carbohydrate metabolic process	1.17E-02
	GO:0044262 Cellular carbohydrate metabolic process	3.67E-02
Nuclear transport	GO:0051169 Nuclear transport	4.15E-02
	GO:0006913 Nucleocytoplasmic transport	4.15E-02
Transcription	GO:0051252 Regulation of RNA metabolic process	3.20E-02
	GO:0032774 RNA biosynthetic process	3.67E-02
	GO:0006351 Transcription, DNA-dependent	3.67E-02
	GO:0006355 Regulation of transcription, DNA-dependent	3.20E-02
Response to stimulus	GO:0009719 Response to endogenous stimulus	7.32E-03
	GO:0010033 Response to organic substance	7.32E-03
	GO:0009725 Response to hormone stimulus	7.32E-03
Enzyme activity	GO:0003824 Catalytic activity	9.54E-03
	GO:0016787 Hydrolase activity	4.22E-02

Una classe raggruppa i DEGs coinvolti nel metabolismo dei carboidrati. Associata a questa classe si evidenzia la presenza del gruppo degli enzimi con attività idrolitica necessaria per la degradazione degli zuccheri e la produzione di energia cellulare. Le sotto espressione dei DEGs

delle classi per il trasporto nucleare e per la risposta a stimoli endogeni indica una minore attività di scambio di composti e di segnali all'interno della cellula. La carenza di questi stimoli quindi comporta anche la riduzione dell'espressione dei DEGs implicati nella fase di trascrizione dei geni. Nell'analisi dei DEGs sovra espressi di B37 a 8 e 12 DAP si evidenziano poche GO significativamente arricchite, appartenenti a quattro classi come riportato in Tabella 4.

Tabella 4. Gene Ontology (GO) nelle macroclassi *Biological process* e *Molecular function* per i DEGs di B37 sovra espressi nel confronto fra 8 e 12 DAP.

	GO	p-value
Carbohydrates metabolism	GO:0005975 Carbohydrate metabolic process	5.09E-04
	GO:0044262 Cellular carbohydrate metabolic process	2.48E-02
Nitrogen assimilation	GO:0034641 Cellular nitrogen compound metabolic process	5.09E-04
Protein reservoir	GO:0045735 Nutrient reservoir activity	6.62E-18
Enzyme activity	GO:0016769 Transferase activity, transferring nitrogenous group	4.50E-02
	GO:0070566 Adenyltransferase activity	4.50E-02

Inaspettatamente, nella classe del metabolismo dei carboidrati, vi è la classe GO:0044262 "Cellular carbohydrate metabolic process" che è presente anche nei DEGs sotto espressi dello stesso confronto. Questo risultato può essere spiegato tenendo in considerazione che le GO racchiudono al loro interno diversi geni coinvolti in differenti processi del metabolismo dei carboidrati. Quindi la bassa specificità dei risultati ottenuti con le GO non possono dare informazioni riguardo quali vie siano significativamente arricchite, problema in parte risolvibile attraverso l'esame del profilo di espressione di ciascun gene. Le GO coinvolte nell'assimilazione dell'azoto sono in relazione con quella per l'accumulo delle sostanze di riserva, che nello specifico includono DEGs coinvolti nella sintesi proteica. Queste GO sono significativamente arricchite in seguito all'inizio dell'accumulo delle sostanze di riserva che si attua già nelle prime fasi di sviluppo.

Il confronto dei DEGs di *de18* a 8 e 12 DAP mostra una maggiore variazione delle GO rispetto a quelle nel wild-type. I DEGs sotto espressi possono essere rappresentati in 28 GO distinte in sette classi (Tabella 5).

Tabella 5. Gene Ontology (GO) nelle macroclassi *Biological process* e *Molecular function* per i DEGs di *de18* sotto espressi nel confronto fra 8 e 12 DAP.

	GO	p-value
Carbohydrates metabolism	GO:0005975 Carbohydrate metabolic process	1.36E-05
	GO:0044262 Cellular carbohydrate metabolic process	3.81E-06
Nitrogen assimilation	GO:0034641 Cellular nitrogen compound metabolic process	5.37E-05
Cellular structure	GO:0007017 Microtubule-based process	3.81E-06
	GO:0007018 Microtubule-based movement	9.24E-07
Transcription	GO:0051252 Regulation of RNA metabolic process	2.22E-02
	GO:0006355 Regulation of transcription, DNA-dependent	2.22E-02
Heterocycle compound metabolism	GO:0018130 Heterocycle biosynthetic process	6.84E-04
Enzyme activity	GO:0003824 Catalytic activity	3.31E-07
	GO:0016740 Transferase activity	2.94E-04
	GO:0016757 Transferase activity, transferring glycosyl group	7.43E-03
	GO:0004713 Protein tyrosine kinase activity	4.84E-03
	GO:0016787 Hydrolase activity	6.30E-05
	GO:0016817 Hydrolase activity, acting on acid anhydrides	2.92E-04
	GO:0016818 Hydrolase activity, acting on acid anhydrides, in phosphorous-containing anhydrides	1.41E-04
	GO:0016462 Pyrophosphatase activity	6.20E-04
	GO:0017111 Nucleoside-triphosphatase activity	8.48E-04
	GO:0003774 Motor activity	1.25E-04
	GO:0003777 Microtubule motor activity	6.26E-05
	GO:0001882 Nucleoside binding	2.92E-04
	GO:0001883 Purine nucleoside binding	2.92E-04
	GO:0030554 Adenyl nucleotide binding	2.92E-04
	GO:0032559 Adenyl ribonucleotide binding	6.55E-04
Binding	GO:0005524 ATP binding	6.39E-04
	GO:0000166 Nucleotide binding	5.35E-05
	GO:0017076 Purine nucleotide binding	5.96E-05
	GO:0032555 Purine ribonucleotide binding	9.11E-05
	GO:0032553 Ribonucleotide binding	9.11E-05

Nella classe del metabolismo dei carboidrati sono presenti le stesse GO ritrovate nel wild-type nel confronto tra 8 e 12 DAP. Tuttavia le GO del metabolismo cellulare dei carboidrati nel mutante *de18* risultano essere più rappresentate rispetto a quelle di B37. La degradazione degli zuccheri durante lo sviluppo sembra quindi essere maggiormente compromessa in *de18* rispetto a B37.

La riduzione dell'attività dell'assimilazione dell'azoto può essere legato alla minore disponibilità di scheletri carboniosi e di energia. Si osserva, inoltre, repressione di DEGs per le GO coinvolte nella formazione di composti eterociclici, nell'attività enzimatica di trasferimento dei gruppi glicosidici e di idrolisi di gruppi fosfato, e di formazioni tra nucleotidi e nucleosidi. Queste osservazioni indicano in *de18* una minore replicazione del DNA causata probabilmente dalla riduzione dell'attività mitotica cellulare associata ad una riduzione della trascrizione genica evidenziata anche dalla repressione dei DEGs per il metabolismo dell'RNA.

L'analisi dei DEGs sovra espressi in *de18* nel passaggio fra 8 e 12 DAP mettono in evidenza il significativo arricchimento di 11 GO raggruppate in quattro classi, riportate in Tabella 6.

Tabella 6. Gene Ontology (GO) delle macroclassi *Biological process* e *Molecular function* per i DEGs sovra espressi nel fra 8 e 12 DAP.

	GO	p-value
Carbohydrates metabolism	GO:0008152 Metabolic process	5.45E-03
	GO:0005975 Carbohydrate metabolic process	5.45E-03
	GO:0044262 Cellular carbohydrate metabolic process	7.59E-03
	GO:0009250 Glucan biosynthetic process	2.29E-02
	GO:0006112 Energy reserve metabolic process	5.45E-03
	GO:0005977 Glycogen metabolic process	5.45E-03
	GO:0005978 Glycogen biosynthetic process	5.45E-03
Nitrogen assimilation	GO:0008152 Metabolic process	5.45E-03
	GO:0034641 Cellular nitrogen compound metabolic process	7.87E-07
Protein reservoir	GO:0045735 Nutrient reservoir activity	4.02E-11
Enzyme activity	GO: 0070566 Adenyltransferase activity	1.27E-02
	GO:0008878 Glucose-1-phosphate adenyltransferase activity	1.81E-03

Fra queste vi è la classe per il metabolismo dei carboidrati, dell'assimilazione dell'azoto, delle proteine di riserva e dell'attività enzimatica. Fra queste ultime vi è l'attività enzimatica della glucosio-1-fosfato adeniltransferase. Questo enzima è coinvolto nel trasferimento delle unità di glucosio alla catena di amilosio e amilopectina che compongono l'amido, polisaccaride che viene stoccato nelle cellule interne dell'endosperma durante lo sviluppo. A conferma di queste osservazioni si hanno i risultati ottenuti nel confronto tra B37 e *de18* a 12 DAP e che mostrano una maggiore espressione dei geni coinvolti nella produzione del materiale di riserva in *de18*.

L'elaborazione dei dati attraverso MapMan ha permesso di attribuire i DEGs a diverse vie metaboliche e di visualizzare il valore di Log2 Fold Change. In Tabella 7 sono riportati per ogni confronto fra wild-type e mutante e fra 8 e 12 DAP le principali categorie funzionali individuate con MapMan, il numero di DEGs presenti per ciascuna categoria metabolica e la percentuale dei DEGs rapportata al numero totale di DEGs inseriti nell'analisi.

Tabella 7. Principali categorie funzionali, numero e percentuale dei DEGs per ciascun confronto fra genotipi e stadi di sviluppo.

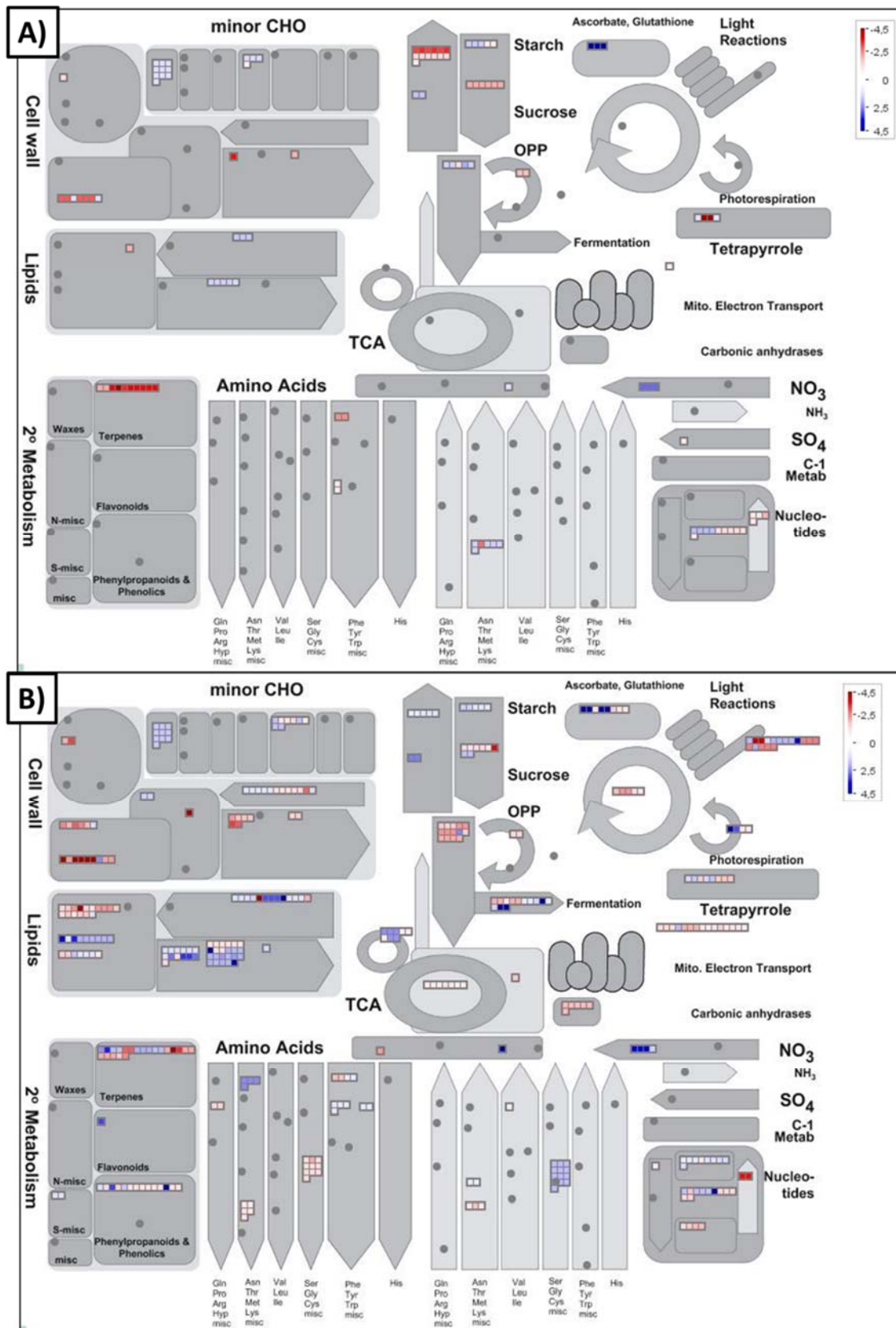
Categorie funzionali	Confronti							
	B37 8 DAP vs de18 8 DAP		B37 12 DAP vs de18 12 DAP		B37 8 DAP vs B37 12 DAP		de18 8 DAP vs de18 12 DAP	
	DEGs	%	DEGs	%	DEGs	%	DEGs	%
Metabolismo dei carboidrati	14	1.63%	28	11.10%	60	2.29%	152	2.43%
Parete cellulare	5	0.58%	22	0.87%	39	1.49%	109	1.75%
Metabolismo degli aminoacidi	5	0.58%	16	0.63%	29	1.11%	65	1.04%
Metabolismo secondario	4	0.47%	20	0.79%	25	0.95%	57	0.91%
Metabolismo dei nucleotidi	5	0.58%	10	0.40%	14	0.53%	40	0.64%
Ormoni	7	0.82%	29	1.15%	30	1.14%	97	1.55%
RNA	40	4.67%	122	4.83%	172	6.56%	518	8.30%
DNA	6	0.70%	31	1.23%	20	0.76%	94	1.51%
Proteine	46	5.37%	139	5.50%	163	6.22%	614	9.84%
Ciclo cellulare	10	1.17%	32	1.27%	39	1.49%	158	2.53%

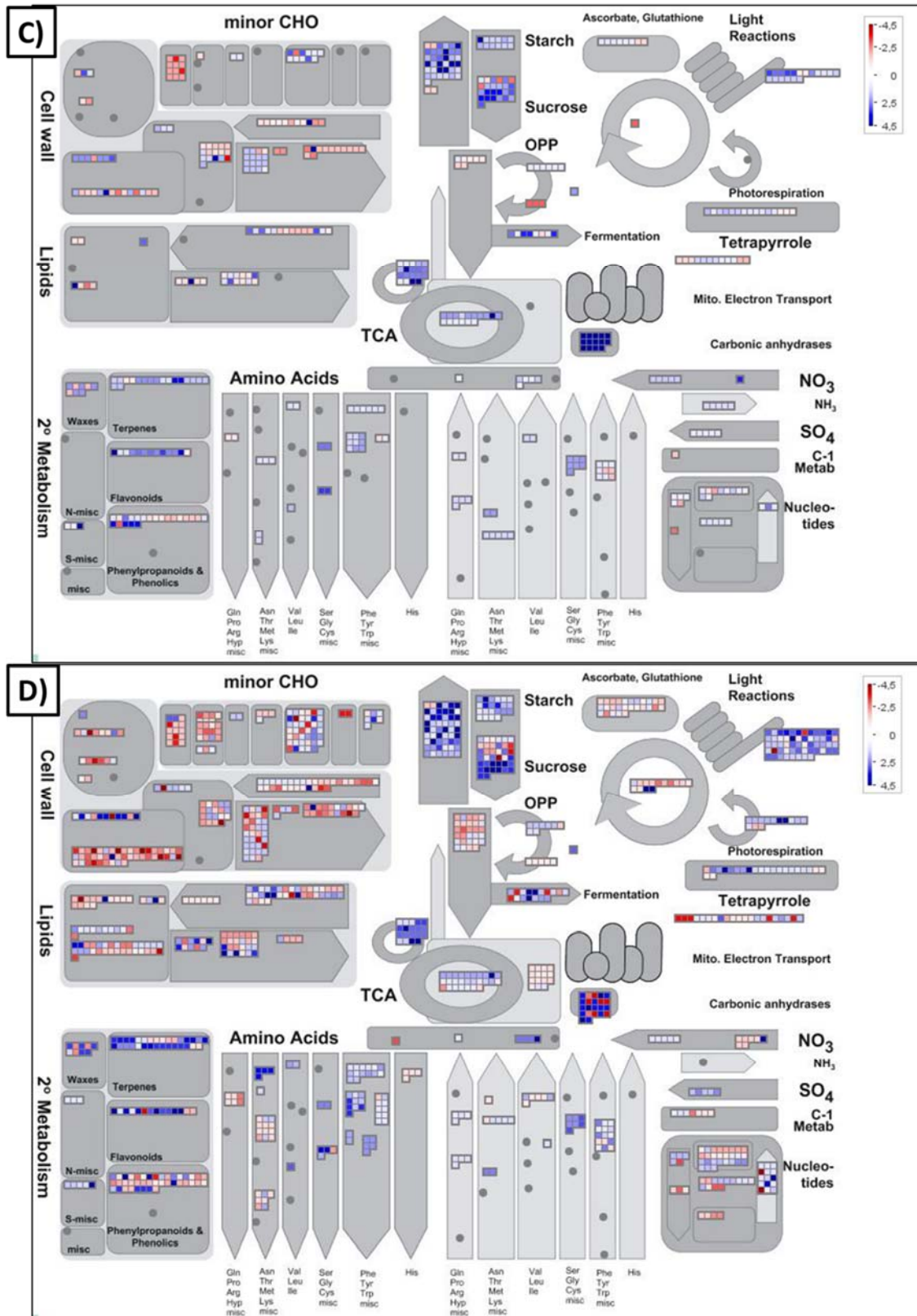
Due sono le categorie più rappresentate nei quattro confronti fra genotipi e stadi di sviluppo e riguardano la trascrizione (40 DEGs per il confronto B37 vs *de18* a 8 DAP, 122 DEGs nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP, 172 DEGs nel confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 518 DEGs nel confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP) e quella delle proteine di riserva (46 DEGs per il confronto fra B37 vs *de18* a 8 DAP, 139 DEGs nel confronto fra B37 vs *de18* a 12 DAP, 163 DEGs nel confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 614 DEGs nel confronto in *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP). Mentre la prima categoria coinvolge geni implicati nella regolazione della trascrizione, come ad esempio i fattori di trascrizione, la seconda riguarda i geni coinvolti nella fase di traduzione dell'RNA messaggero e di sintesi proteica. Altre due categorie mostrano differenze tra B37 e *de18*: il metabolismo dei carboidrati (14 DEGs per il confronto B37 vs *de18* a 8 DAP, 28 DEGs nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP, 60 DEGs nel confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 152 DEGs nel confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP) e della parete cellulare (5 DEGs per il confronto B37 vs *de18* a 8 DAP, 22 DEGs nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP, 39 DEGs nel confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 109 DEGs nel confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP). La prima categoria comprende i geni coinvolti nella sintesi del saccarosio, nella glicolisi, nel ciclo di Krebs e nel metabolismo dell'amido. La categoria del metabolismo della parete cellulare raggruppa i geni codificanti per enzimi implicati nella sintesi e degradazione dei precursori della cellulosa, della emicellulosa e delle pectine. Le categorie riguardanti il DNA (6 DEGs per il confronto B37 vs *de18* a 8 DAP, 31 DEGs nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP, 20 DEGs nel

confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 94 DEGs nel confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP) e il metabolismo dei nucleotidi (5 DEGs per il confronto B37 vs *de18* a 8 DAP, 10 DEGs nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP, 14 DEGs nel confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 40 DEGs nel confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP) coinvolge i meccanismi della sintesi del DNA e della struttura cromatinica, in stretta relazione con la categoria del ciclo cellulare. Queste categorie variano maggiormente nel confronto tra 8 e 12 DAP in *de18* rispetto agli stessi stadi di sviluppo in B37. La categoria degli ormoni comprende la biosintesi dell'auxina, citochine, gibberelline, acido abscissico e brassinosteroidi che concorrono alla coordinazione dei processi cellulari per lo sviluppo della cariosside (7 DEGs per il confronto B37 vs *de18* a 8 DAP, 29 DEGs nel confronto B37 vs *de18* a 12 DAP, 30 DEGs nel confronto B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP e 97 DEGs nel confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP).

Nella Figura 13 invece vengono mostrate le mappe delle principali vie metaboliche ottenute dai quattro confronti e relativa espressione dei geni.

Figura 13. Distribuzione dei geni differenzialmente espressi in B37 e *de18* a 8 e 12 DAP (A, B, C, D) visualizzata con MapMan. L'espressione genica (Log2 Fold Change) è rappresentata dai riquadri colorati, up-regolati in blu e down-regolati in rosso.





Dall'analisi AgriGO e MapMan, i processi metabolici che differenziano lo sviluppo dell'endosperma fra *de18* e il wild-type sono quelli riguardanti il metabolismo dei carboidrati, la sintesi delle proteine di riserva, il ciclo cellulare, il metabolismo ormonale e la risposta cellulare a queste molecole, gli elementi regolatori che coordinano la trascrizione in modo tessuto e stadio-specifico e che modellano la struttura della cromatina.

8.3 I geni coinvolti nel metabolismo dei carboidrati

Al fine di interpretare i risultati ottenuti con l'analisi delle Gene Ontology, si è analizzato l'espressione dei geni attraverso MapMan, prendendo in considerazione le quattro categorie rappresentanti le principali vie metaboliche dei carboidrati (vedi Tabella 1, cap 7.7): "bin 2" per il metabolismo principale dei carboidrati, "bin 3" per il metabolismo minore dei carboidrati, "bin 4" per la glicolisi e "bin 8" per il ciclo di Krebs. La Figura 14.A mostra il numero di geni sovra e sotto espressi nel mutante a 12 DAP rispetto al wild-type allo stesso tempo di sviluppo. Quello che si osserva è una maggiore quantità di geni sovra espressi nel metabolismo primario dei carboidrati ed un aumento di geni sotto espressi nella glicolisi, mentre per il metabolismo minore e il ciclo di Krebs il numero di geni sotto espressi e sovra espressi è pressoché equivalente.

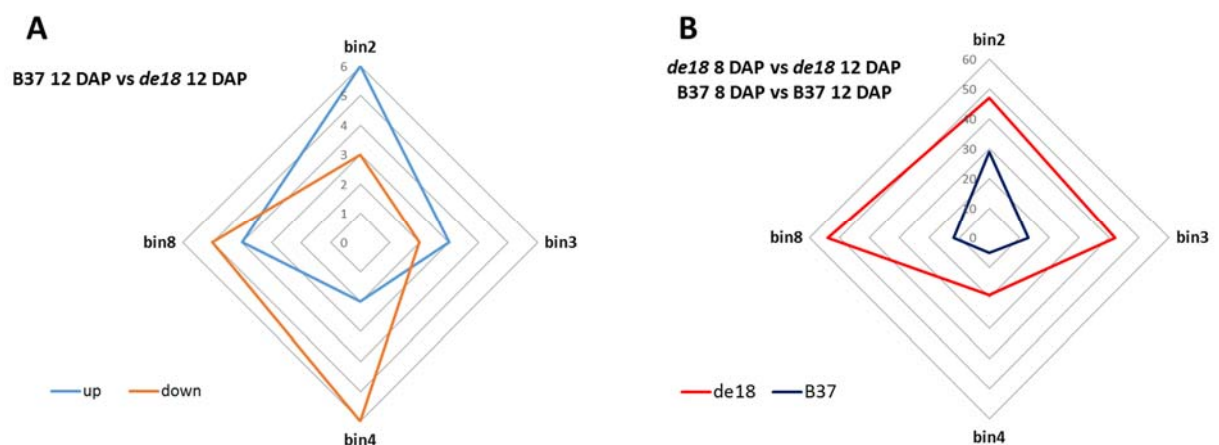


Figura 14. Numero dei DEGs nel confronto A tra B37 e *de18* a 12 DAP e nel confronto B tra *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP e B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP. I bin rappresentano: bin 2, metabolismo principale dei carboidrati; bin3, metabolismo minore dei carboidrati; bin4, glicolisi; bin 8, ciclo di Krebs.

In Figura 14.B viene mostrato il numero di DEGs in B37 (B37 8 DAP vs B37 12 DAP) e in *de18* (*de18* 8 DAP vs *de18* 12 DAP). I due confronti mettono in evidenza come nel mutante si abbia una maggiore variazione di espressione rispetto a B37, con 162 DEGs per il primo e 59 DEGs per il secondo. Per analizzare nello specifico il metabolismo del saccarosio e dell'amido sono stati presi in considerazione due modelli (Figura 15) proposti da Cossegal et al. (2008) e da Bihimidine et al. (2013). Entrambi gli studi si basano su cariossidi di mais e analizzano l'espressione degli enzimi chiave codificanti per l'invertasi di parete *Incw2*; la saccarosio sintasi *Sh1*, *Sus1* e *Susy*; la saccarosio fosfatossintasi *Sps*; la ADP-glucosio pirofosforilasi (AGPase) formata dalle due subunità *Sh2* e *Bt2* e le sintetasi dell'amido *Wx1*, *Ae1*, *Su1*.

Il saccarosio fornito dal pedicello viene scisso in glucosio e fruttosio attraverso l'attività dell'invertasi di parete *Incw2* localizzata nel BETL (Chourey et al., 2012). Secondo il modello di Cossegal i due monosaccaridi vengono fosforilati e metabolizzati nella glicolisi al fine di produrre energia e precursori per la cellula, senza entrare a far parte del metabolismo dell'amido. Il gene codificante per l'invertasi e quelli deputati alla fosforilazione risultano sotto espressi in *de18* a 12 DAP rispetto a B37. L'enzima saccarosio sintasi ha la funzione di convertire il saccarosio in UDP-glucosio e fruttosio in presenza di UDP e regola il primo passaggio nella biosintesi dell'amido. Tre geni codificano per questo enzima ma solo *Sh1* sembra essere espresso maggiormente nell'endosperma (Ren e Zhang, 2013; Chen et al., 2014a). L'UDP-glucosio ottenuto subisce due destini: va a riformare il saccarosio grazie all'enzima saccarosio fosfatossintasi *Sps*, oppure è convertito in glucosio-1-fosfato e poi in ADP-glucosio ad opera dell'enzima ADP-glucosio pirofosforilasi, formato da due subunità codificate dai geni *Bt2* e *Sh2* (Giroux and Hannah, 1994). L'ADP-glucosio viene trasportato all'interno degli amiloplasti dove trova gli enzimi che concorrono alla formazione dell'amido: l'amilosio sintetasi codificato dal gene *Wx1*, che crea la struttura lineare dell'amilosio; l'enzima ramificante codificato dal gene *Ae1*, e l'enzima deramificante codificato da *Su1* che ha la funzione di conferire la tipica struttura ramificata dell'amilopectina.

Secondo il modello di Bihimidine, il saccarosio scisso dalla invertasi di parete si riforma ad opera dell'enzima *Sps* e nel citosol viene nuovamente scisso in fruttosio e UDP-glucosio. Il primo viene metabolizzato attraverso la glicolisi mentre, il secondo è convertito in glucosio-1-fosfato e successivamente in ADP-glucosio per poi entrare negli amiloplasti e produrre amilosio e

amilopectina. Il trasporto degli zuccheri viene effettuato ad opera dei prodotti dei geni SUTs/SUCs (Sucrose Transporters/Sucrose Carriers). In particolare, ne sono stati individuati cinque specifici per l'endosperma di mais: *ZmSut1*, *ZmSut2*, *ZmSut3*, *ZmSut5*, *ZmSut6* (Ren et al., 2015).

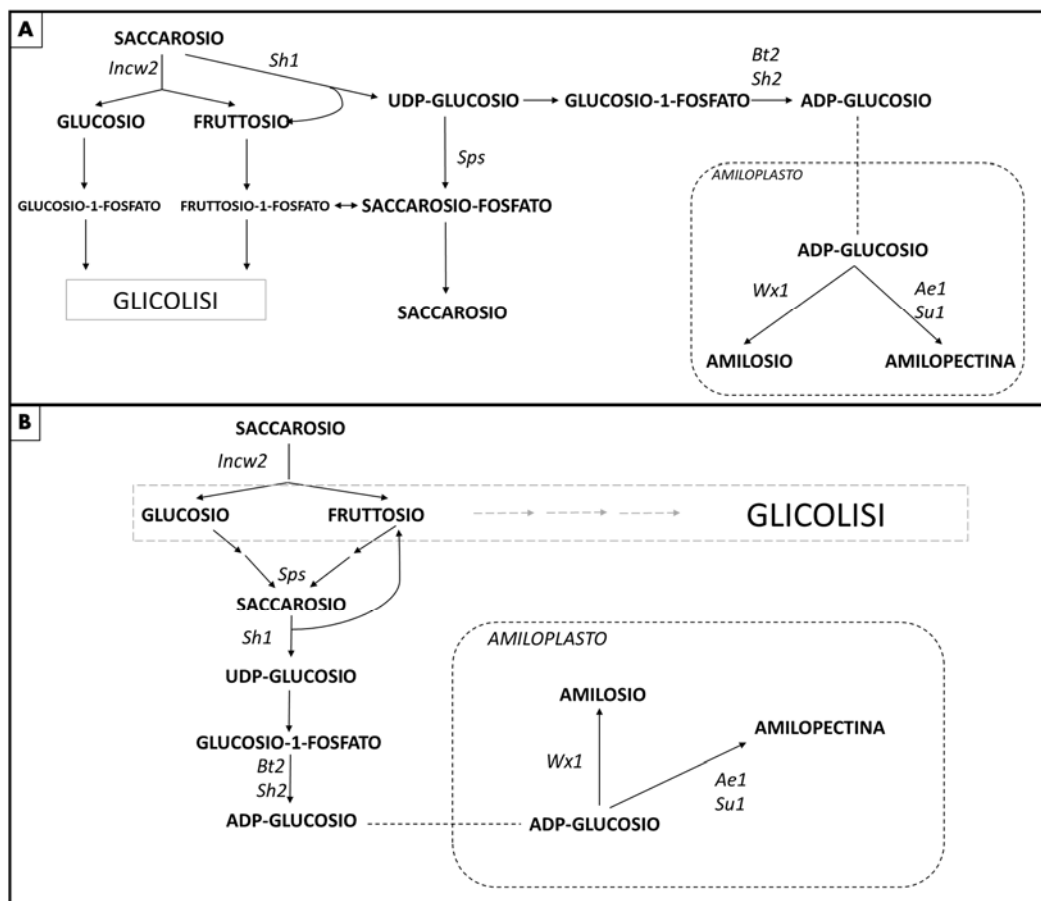


Figura 15. Rappresentazione del metabolismo del saccarosio e dell'amido nella cariosside di mais [Cossegal et al., 2008 (A), Bihimidine et al., 2013 (B)]. *Incw2* (Invertasi di parete), *Sps* (Sucrose phosphosynthase), *Sh1* (Sucrose synthase 1), *Sh2* (Shunken 2) e *Bt2* (Brittle 2), *Wx1* (Waxy 1), *Ae1* (Amylose extender 1) e *Su1* (Sugary 1).

Dei geni analizzati si osserva che a 8 DAP in *de18* vi è la repressione di *Sh1*, *Sh2*, *Bt2*, *Wx1* e *Ae1*, mentre per i geni *Sps*, *Su1* e quelli di trasporto *Sut* non si osservano variazioni. A 12 DAP si evidenzia una normale attività di espressione dei geni per la produzione di amido sia nel mutante che nel wild-type (Figura 16.A). In Figura 16.B viene mostrata la variazione del profilo di

espressione dei geni del metabolismo dell'amido in *de18* ed in B37 negli stadi di sviluppo 8 e 12 DAP e si evidenzia che, rispetto al wild-type, nel mutante i geni codificanti per gli enzimi *Sh1*, *Sh2*, *Bt2*, *Wx1*, *Ae1* sono maggiormente espressi. La percentuale di amido contenuta negli endospermi di *de18* è significativamente inferiore solo a 12 e 16 DAP, rispetto al wild-type. Ciò indica che nel mutante gli enzimi coinvolti nel metabolismo dell'amido si attivano tardivamente rispetto a B37 causando una ridotta concentrazione di amido solo nelle prime fasi di sviluppo.

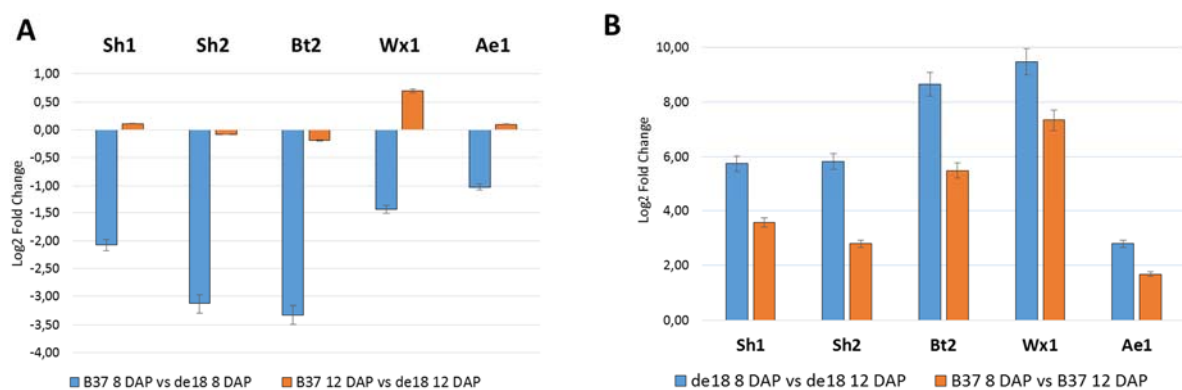


Figura 16. Log2 Fold Change dei geni *Sh1* (Sucrose synthase 1), *Sh2* (Shunken 2) e *Bt2* (Brittle 2), *Wx1* (Waxy 1), *Ae1* (Amylose extender 1). (A) Confronto B37 vs *de18* a 8 DAP (blu) e B37 vs *de18* a 12 DAP (arancione). (B) Confronto *de18* a 8 DAP vs *de18* a 12 DAP (blu) e B37 a 8 DAP vs B37 a 12 DAP (arancione).

La saccarosio sintasi è presente anche a livello dell'aleurone ed il suo prodotto UDP-glucosio funge da substrato per la sintesi della parete cellulare (Wittich et al., 1998). La parete primaria è formata da polisaccaridi (emicellulosa, cellulosa e pectine), enzimi e proteine strutturali. Attraverso MapMan è stato possibile individuare che a 12 DAP i geni codificanti gli enzimi deputati alla formazione dei precursori della parete cellulare sono sotto espressi in *de18*, rispetto a B37.

Diversi studi riportano che l'espressione di alcuni geni coinvolti nella biosintesi dell'amido sono indotti dagli ormoni e dalla presenza di zuccheri (Hu et al. del 2012). L'analisi nucleotidica delle sequenze consensus dei siti promotori dei geni *Sh1*, *Sh2*, *Bt2*, *Wx1* e *Ae1* permette di ipotizzare la presenza di sequenze conservate riconosciute dai fattori di trascrizione indotti da geni. Si è verificata la presenza della sequenza nucleotidica TGTCTC riconosciuta dal fattore di trascrizione

ARF indotto dall'auxina, e la sequenza CACCG e GCCACGCTGC riconosciuta dal fattore di trascrizione ABI4 indotto dall'acido abscissico (Ljung 2013). Le sequenze dei promotori dei geni sono state ricavate dal database GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Sono stati ottenuti risultati interessanti per i geni *Sh2* e *Bt2* codificanti per le due subunità dell'enzima ADP-glucosio pirofosforilasi (Figura 17).

>GRMZM2G429899:Sh2

```

ATGGGCGGGCAGTGCTGTGAGTTAGAGCAGTGTGGCAATGTTGGTGGTAGTGGTGACACCCTTC
GGGAGCGGAAGGAGGCTGGAACCTCAGGTCAGTTCTATTGCCATAAATAAAATAAAATAA
ATGAGGCTCAAAATTCCAAAATGTCATTTACGCGTGTGCACCGCTTCATAAGGCCAGTCTCGTG
AATCCTACAAGTTTGATGGTATTCTGGGCCTCGGGCATAGCCCATTATCATAAATAAGGACAA
TTTTGTAATTCTCTCCTTTTCTTTTTGTTTGCTTGTATTTGTATTTACATGGGACTCACTTAT
GTTGATGTATTTTAGCTTGTAAGAAAGAGTAAACATTATTCAGTGAAGTGACGCATTGAGTT
CATGATTAAGTTTCAATTATCCTTTTAAATAGGTCCATGCCACGCTTGTATAAGGATTGAGTAA
AAAACTAACTTTATTACACCACAGTAGATAACAATAAGTCATATCAGTTGCATCACACAAGCA
CACTATTTACTTCTTGTTTTTGGATCAATTCTTTGGTGTCTGTAAACCCATAACAATAACTTG
AATATGAACAGCACTGCAGGGATAATTGAAACCTAGGAGTAAATAAAATGGATGTGAACGTTTC
AGATTATTTGGCATTCTGTAAAGACCCAAACCCAAATGCTTGAAAAATATATCATGTTGTA
AAAATTCGATCTGCATTTCTTCTGTAAAGCAATAAAACATGGCTCTTTTAAGAATTACCTTGAC
AAAAAGGTAAATATAATATCAATAATAACTCCGGATAGGAAAACTTATTCTTCTGCTTATAA
TTATATCTTAAATTTAAGTCTATGACAATG-

```

>GRMZM2G068506:Bt2

```

AAACCATGGACATGGCTTTGGCGTCTAAAGCCTCCCCCTCCGCCATGGAATGCCACCGCCGCGGA
GCAGCCAATTCCAAAGCGTGACAAAGCCGCTGCAAATGATTCAACATACCTCAATCCTCAAGCT
CATGATGTAAGTTCTATTTTTTATTTGGCCTTAACAGTACTGTTATAGTGTTAGGAACATCATATC
CTCCTAATAACCTTTTCTACGTATCAGCTGTGAGTACATGAGTGATCTTCTTCTCTTGCACGT
GCCATCAACATCATGTCAAGCGAGATCATTGTCACGATATTACTGAAAGTAGAGTTAAAATCG
CACAGCCACACGAGCAGTCTGACCACCACCCCTTCCCGCCGGACCGTGTGTGAGTGTGAGAT
GGCCACTCACTCACCGATCTCGCTTCCACCTCCACGCCAGAGGCAACGGGCTCCCCGCCGTGAG
CTCTTCGGCCACGCGGGCGTCTTGCTTCCCTCGTCCTTCCTCACCGCAGGAGGATG-

```

Figura 17. Sequenza nucleotidica dei siti promotori dei geni *Sh2* e *Bt2*. In rosso quello per il riconoscimento dei fattori di trascrizione ARF (TGTCTC), in blu i siti di riconoscimento per il fattore di trascrizione ABI4 (CACCG e GCCACGCTGC).

La sequenza nucleotidica di riconoscimento degli ARF è presente sul promotore di entrambi i geni analizzati. Sul promotore del gene *Sh2* è presente la sequenza TGTCTC in posizione -306, mentre sul gene *Bt2* si riconoscono le sequenze TGTCTG e TGTCAG in posizione -126 e -226. Sequenze nucleotidiche putative riconosciute da ABI4 si individuano in posizione -428 e -689 per il gene *Sh2*, ed in posizione -126 e -226 per il gene *Bt2*. Anche il promotore del gene *Wx1* mostra la presenza del sito di riconoscimento ABI4 a -179 e due possibili siti di riconoscimento ARF posizionati a -42 ed a -27 (dato non mostrato). Per tutti i promotori analizzati, il sito CACCG risulta quello più conservato, mentre gli altri motivi vengono identificati con alcune variazioni nucleotidiche rispetto alla sequenza consenso. Questo risultato permetterà di studiare il ruolo dell'auxina e dell'acido abscissico nella regolazione dei geni coinvolti nella produzione dell'amido.

8.4 Geni coinvolti nel metabolismo delle proteine di riserva

Il 70% delle proteine di riserva all'interno dell'endosperma è costituito da zeine che vengono depositate nei corpi proteici del reticolo endoplasmatico rugoso (Woo et al., 2001) a partire da 10 DAP. In base alla loro struttura primaria e alla differente solubilità le zeine vengono classificate in quattro famiglie (α -, β -, γ - e δ -) ed hanno espressione temporale e spaziale specifica.

La sovra espressione dei geni coinvolti nell'accumulo delle proteine di riserva è visibile nel mutante a 8 DAP. Nel confronto tra *de18* e B37 si osserva un significativo arricchimento della GO "Nutrient reservoir activity". La stessa GO presenta DEGs sovra espressi nel mutante a 12 DAP rispetto a B37. All'interno di ciascun genotipo, passando da 8 a 12 DAP si osserva l'aumentata espressione dei geni per le GO "Cellular nitrogen compound metabolic process" e "Nutrient reservoir activity", anche se con diversa significatività. In B37, le due GO hanno rispettivamente p-value di $5.09e^{-03}$ e di $6.62e^{-18}$; nel mutante, il p-value risulta di $7.87e^{-07}$ e $4.02e^{-11}$. Questi risultati indicano che nel wild-type e nel mutante la produzione delle proteine di riserva incrementa nel

tempo, ma non raggiunge livelli comparabili tra loro, mostrando come nel mutante la produzione delle proteine di riserva sia maggiore rispetto al wild-type.

I risultati delle GO vengono chiariti attraverso l'analisi dell'espressione dei geni codificanti per le zeine basandosi sul modello di formazione dei corpi proteici proposto da Guo et al. (2013) (Figura 18) e sulle 35 zeine identificate nell'endosperma (Chen et al., 2014a). Il profilo di espressione di tali geni è stato confrontato tra wild-type e mutante nei tempi di sviluppo 8 e 12 DAP.

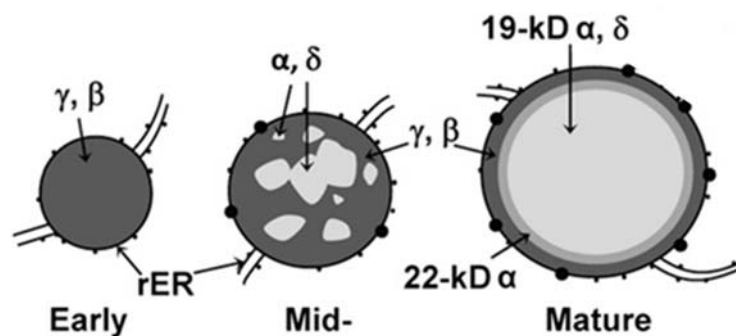


Figura 18. Modello di formazione delle zeine all'interno del reticolo endoplasmatico rugoso durante le prime fasi di sviluppo dell'endosperma: corpo proteico in fase precoce, a sinistra, durante la fase intermedia, al centro e in quella matura a destra (Guo et al., 2013).

Nella fase precoce di formazione dei corpi proteici le zeine espresse sono di tipo γ e β ; queste proteine occupano l'intera struttura. Nel mutante *de18*, a 8 DAP si individua la repressione dei geni delle γ zeine, in particolare del gene codificante per la zeina 27 kD (GRMZM2G138727), mentre a 12 DAP gli stessi geni aumentano significativamente la loro espressione. Il gene *PBF* (*prolamin-box binding factor*) della famiglia dei fattori di trascrizione Dof (DNA-binding with one finger) attiva il promotore delle γ -zeine (Marzabal et al., 2008). L'analisi di espressione di *PBF* nell'endosperma del mutante a 8 DAP e 12 DAP correla con quella dei geni per le γ zeine. Nella fase intermedia di espansione dei corpi proteici le zeine di tipo α e δ vanno a porsi all'interno della struttura costituendo successivamente la porzione dominante durante la fase di maturazione. In Figura 19 è riportato il diverso profilo di espressione delle zeine di tipo α e δ nel mutante rispetto al wild-type a 8 e 12 DAP. Nel mutante, in particolare a 12 DAP, si osserva una maggior espressione della maggior parte dei geni zeinici rispetto al wild-type. In particolare per la classe delle α zeine si evidenzia una notevole attivazione di due geni della classe delle z1A, due

geni della classe delle z1B e quattro della classe z1C (in particolare la α -zeina 22 kD, GRMZM2G397687). Differente è il comportamento dei geni per zeina δ che nel mutante sono sotto regolati a 8 DAP, mentre hanno una marcata sovra regolazione a 12 DAP.

I fattori regolatori per questi geni appartengono alla famiglia delle bZIP (basic leucine zipper) di cui fa parte *opaque-2* (*o2*, GRMZM2G015534). Esso attiva l'espressione dei geni per α -zeina 22 kD e le β -zeina 15 KD (Harting et al., 2011). Nel mutante *de18* il gene *o2* presenta sotto espressione a 8 DAP con un Log2Fold Change di -1.76 rispetto al wild-type, ma a 12 DAP non si evidenziano differenze con il wild-type. Diversamente da quanto ci si aspetterebbe, i geni per le α -zeine 22 KD (GRMZM2G397687) e β -zeine 15 KD (GRMZM2G086294) risultano sempre sovra espressi nel mutante a 8 ed a 12 DAP, indicando che la loro regolazione in questo caso non sembra dipendere esclusivamente dalla bZIP.

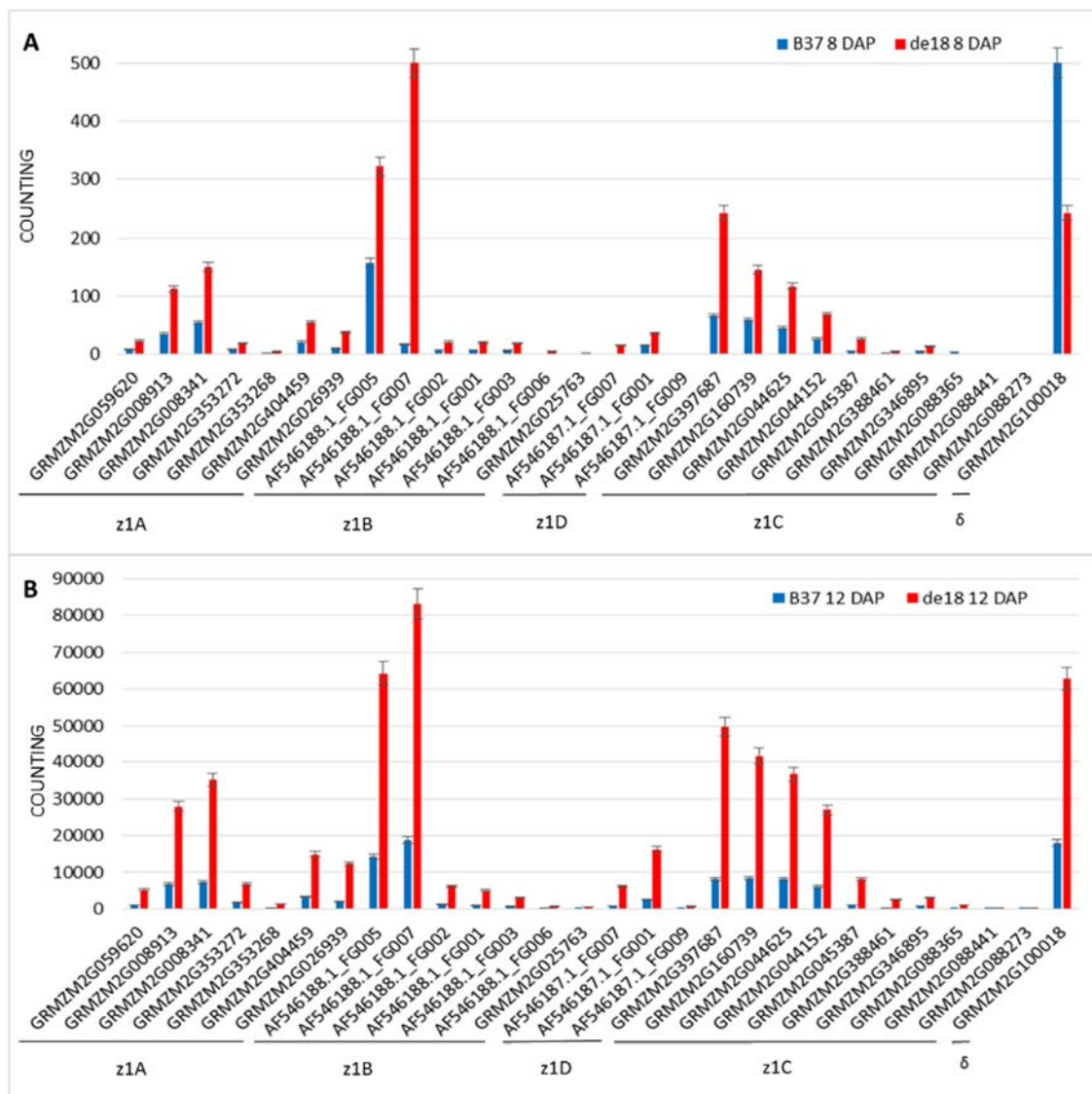


Figura 19. Numero di sequenze dei geni per le zeine del tipo α (z1A, z1B, z1D, z1C) e δ nel wild-type B37 (blu) e mutante *de18* (rosso) a 8 (A) e 12 (B) DAP.

8.5 Geni del ciclo cellulare

Lo sviluppo dell'endosperma richiede la coordinazione di diversi cicli cellulari che avvengono in sequenza e con tempi ben precisi al fine di fornire la corretta struttura per la crescita. Tali cicli hanno luogo a partire dalle fasi più precoci e comprendono la divisione asimmetrica, la divisione mitotica senza citochinesi, la divisione mitotica e la fase di endoreduplicazione (Dante et al., 2014). La divisione asimmetrica definisce la posizione cellulare e la conseguente specializzazione

della cellula endospermatica; la divisione nucleare e quella cellulare sono gli elementi chiave nella determinazione del numero finale di cellule nella carioside, mentre l'endoreduplicazione viene spesso associata al processo di ingrossamento e quindi accumulo di sostanze di riserva. A 16 DAP l'endoreduplicazione è presente in circa il 75% dell'endosperma portando ad alti livelli di ploidia (Dante et al., 2014a).

8.5.1 La famiglia dei Retinoblastoma related (RBR)

Le Retinoblastoma related RBR sono una famiglia di proteine conosciute come repressori della transizione dalla fase G1 alla fase S del ciclo cellulare e inibitori del fattore di trascrizione E2F. Il genoma di mais contiene almeno quattro geni codificanti per le proteine RBR, e sono raggruppati in due classi distinte, RBR1 e RBR3, con funzione antagonista. La proteina RBR1 blocca l'azione del fattore di replicazione E2F/DP, mentre RBR3 stimola l'espressione delle elicasi MINICHROMOSOME (*mcm 2-7*) e dei fattori di proliferazione (*pcna*, PROLIFERATING CELL NUCLEAR ANTIGEN) (Sabelli and Larkins, 2009b). E' stato analizzato il profilo di espressione dei geni *rbr1*, *rbr3*, *mcm2*, *mcm6* e *mcm7* e di *pcna* nel mutante *de18* e nel wild-type B37 a 8 e 12 DAP (Figura 20).

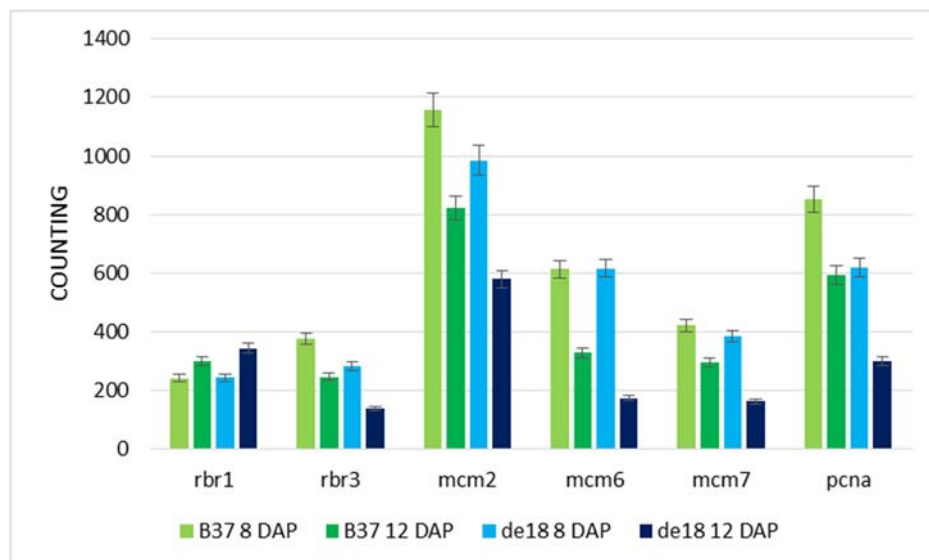


Figura 20. Profilo di espressione dei geni *rbr1* (GRMZM2G003043), *rbr3* (GRMZM2G033828), *pcna* (GRMZM2G030523), *mcm2* (GRMZM2G139894), *mcm6* (GRMZM2G021069) e *mcm7*

(GRMZM2G065205) in B37 a 8 DAP (verde chiaro) e 12 DAP (verde scuro) e *de18* a 8 DAP (azzurra) e 12 DAP (blu).

Rispetto al wild-type, nel mutante l'espressione del gene *rbr3* risulta essere inferiore, in particolare al tempo di sviluppo 12 DAP in cui il numero dei counting diminuisce di quasi la metà rispetto al valore che si ottiene in B37. A 8 DAP le elicasi *mcm* vengono ugualmente espresse in B37 ed in *de18*, ad eccezione delle *mcm2*; ma a 12 DAP tutti e tre i geni (*mcm2*, *mcm6* e *mcm7*) diminuiscono significativamente la loro espressione in *de18*. Il fattore di replicazione *pcna* ha un andamento decrescente sia in B37 che in *de18*, ma nel mutante la sua espressione rimane sotto regolata rispetto al wild-type, in particolare a 12 DAP.

8.5.2 Le cicline (cyc) e le chinasi (cdk, cicline-dependent kinase)

E' noto che le cicline di tipo A e B mostrano un rapido declino del trascritto con l'inizio della endoreduplicazione, mentre quelle di tipo D si mantengono costanti nella fase di mitosi e di endoreduplicazione (Dante et al., 2014b). Le cicline *cycA1;1*, *cycA1;2*, *cycB1;3*, *cycB2;2* e *cycB2;3* svolgono un ruolo fondamentale durante la fase di mitosi stimolando il passaggio dalla fase G2 alla M e la divisione cellulare. Nello specifico, la *cycB2;2* favorisce la proliferazione cellulare organizzando la struttura del citoscheletro nella fase di mitosi. Le cicline-dipendent kinase *cdk* hanno la funzione di promuovere il ciclo cellulare formando un complesso con le cicline di tipo A e D. In particolare la *cdkA;1* favorisce la endoreduplicazione andando a fosforilare la *rbr1* ed inibendone l'azione (Sabelli et al. 2013). La chinasi *cdkB1;1* invece diminuisce la sua espressione durante la fase di transizione dalla mitosi alla endoreduplicazione.

Sono stati analizzati i geni codificanti per le cicline *cyc* (*cycA1;1*, *cycA1;2*, *cycB1;3*, *cycB2;2*, *cycB2;3*, *cycD2;1*) e le chinasi *cdk* (*cdkA;1*, *cdkA;3*, *cdkB1;1*) (Figura 21). Nel mutante *de18* a 8 DAP le cicline *cycA1;1*, *cycA1;2*, *cycB2;2*, *cycB2;3* e *cycD2;1* mostrano una maggiore espressione rispetto al wild-type, ad eccezione della *cycB1;3* che non presenta differenze tra i due genotipi. Al tempo di sviluppo 12 DAP i livelli di espressione decrescono in *de18* e rimangono inferiori rispetto all'espressione in B37. La *cycD2;1* nel complesso mantiene un'attività trascrizionale più elevata rispetto alle altre cicline, mostrando solo una lieve variazione di espressione nel mutante rispetto al wild-type. Per quanto riguarda il livello di espressione delle chinasi *cdk*, i geni presi in

considerazione sono maggiormente trascritti a 8 DAP sia in B37 che in *de18*. La *cdkA;1* in B37 mantiene un profilo di espressione maggiore rispetto a *de18*; la *cdkA;3* non subisce variazioni significative e *cdkB1;1* mostra sotto regolazione a 12 DAP nel mutante.

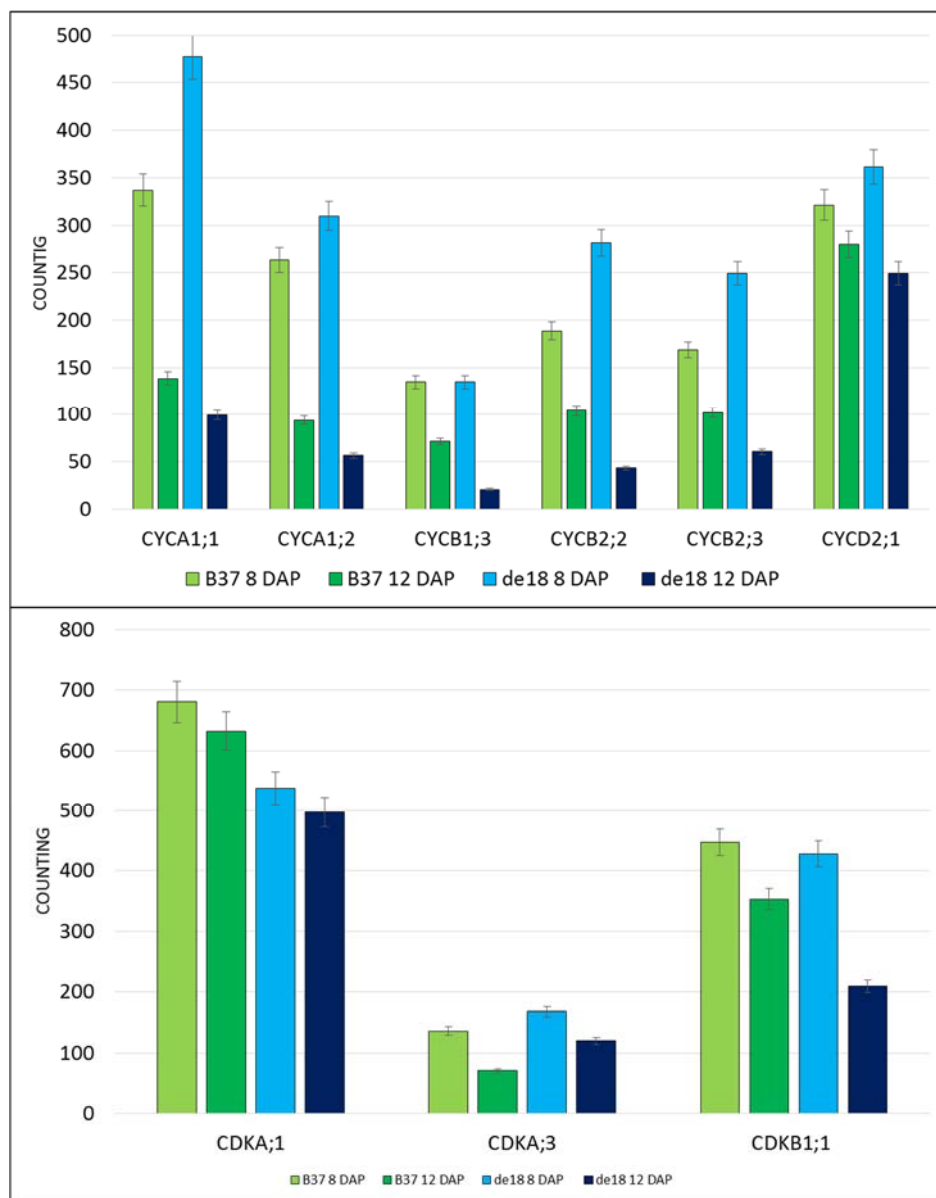


Figura 21. Profilo di espressione dei geni *cycA1;1* (GRMZM2G017081), *cycA1;2* (GRMZM2G007113), *cycB1;3* (GRMZM2G005619), *cycB2;2* (GRMZM2G138886), *cycB2;3* (GRMZM2G06128), *cycD2;1* (GRMZM2G075117), *cdkA;1* (GRMZM2G008327), *cdkA;3* (GRMZM2G174596), *cdkB1;1* (GRMZM2G495626) in B37 a 8 (verde chiaro) e 12 DAP (verde scuro) e *de18* a 8 (azzurra) e 12 DAP (blu).

8.6 Geni coinvolti nel metabolismo ormonale

Analizzando i dati di RNA sequencing con il software AgriGO non sono state evidenziate GO significativamente arricchite per le classi riguardanti il metabolismo degli ormoni. Differenze sono state trovate solo analizzando l'espressione dei geni coinvolti nella biosintesi o degradazione degli ormoni e in quelli implicati nella fase di trasduzione del segnale.

Come atteso, i geni del metabolismo dell'auxina mostrano maggiori variazioni di espressione in *de18*. A 8 e 12 DAP il gene *ZmTAA1* (*Triptofano aminotransferasi*) non mostra differenze di espressione, mentre il gene *ZmYUC1* (*Flavino monossigenasi*) viene represso a 8 DAP (Log2 Fold Change di -2.52) ed a 12 DAP (Log2 Fold Change di -1.44). I geni omologhi a *ZmYUC1* (*ZmYUC2*, *ZmYUC3* e *ZmSPI1*) che non sono specifici per l'endosperma, non evidenziano modificazioni di espressione. Si sono volute analizzare le molecole di trasporto PIN (PINFORMED-mediated auxin transport) che distribuiscono l'ormone all'interno dell'endosperma. Sono stati presi in considerazione il gene *ZmPIN1* che viene espresso ad alti livelli nel BETL, nella membrana cellulare e nel ESR, e altri PIN specifici per l'endosperma come *ZmPIN2*, *ZmPIN5c*, *ZmPIN8*, *ZmPIN10a* e *ZmPINY* (Forestan et al., 2012). In *de18*, il gene *ZmPIN1* mostra una riduzione del numero di counting sia a 8 che a 12 DAP rispetto al wild-type, ma la variazione non risulta significativa. I risultati ottenuti per gli altri PIN mostrano che sia nel mutante che nel wild-type si ha un livello di trascritto basso per i geni *ZmPIN2*, *ZmPIN5c*, *ZmPIN8*, *ZmPIN10a* e un'alta espressione per il gene *ZmPINY*, ma non si evidenziano differenze significative tra i due genotipi. E' stato analizzato il comportamento della famiglia genica AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID (*Aux/IAA*) e AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) (Wang et al., 2010; Liu et al., 2011). Nel mutante si è osservata la sotto espressione del gene *ZmIAA26* a 8 DAP e dei geni *ZmIAA5* e *ZmIAA14* a 12 DAP. Al tempo di sviluppo 8 DAP l'unico ARF significativamente sovra espresso è *ZmARF20* con un Log2 Fold Change di 1.05. Al tempo di sviluppo 12 DAP, oltre alla sovra espressione dello stesso gene con un Log2 Fold Change di 1.01, si osserva la sovra regolazione di *ZmARF28* con un valore Fold Change di 1.2.

Per quanto riguarda le citochinine (CKs), i risultati ottenuti con l'analisi in MapMan hanno mostrato che i geni coinvolti nel metabolismo delle citochinine subiscono variazioni a partire da 12 DAP. A livello della cariosside le citochinine presenti sono le zeatine riboside (ZR), la zeatina

(Z) e la isopentenil adenosina (iPAR) e sono regolate dall'enzima isopentenyltransferase (*ZmIPT*) e dalle citochinine ossidasi/deidrogenasi (*Ckx* o *CKO*). Nel wild-type e nel mutante il gene *ZmIPT2* ha un'espressione decrescente da 8 a 12 DAP, ma in *de18* il decremento risulta maggiore raggiungendo a 12 DAP un Log2 Fold Change di -2.70 rispetto a B37. Il gene *ZmCkx1*, coinvolto nella degradazione o disattivazione delle citochinine, incrementa la sua espressione in *de18* (Figura 22).

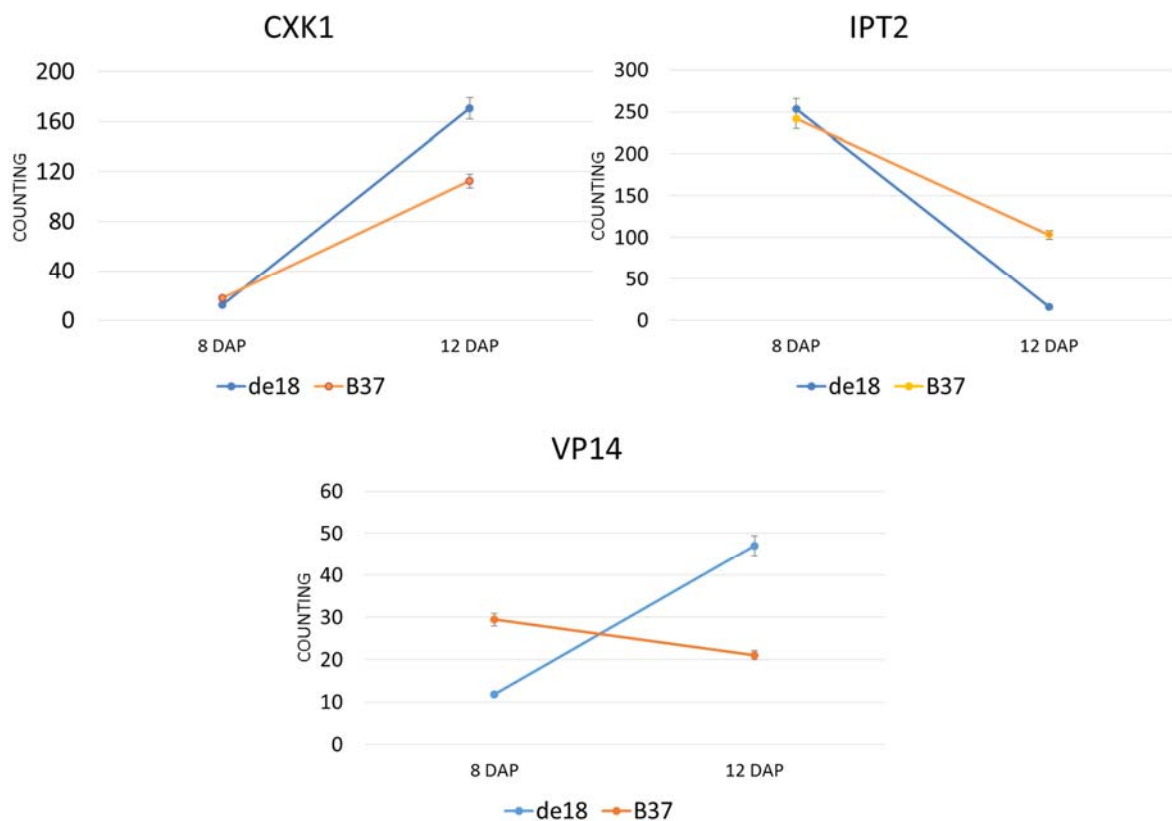


Figura 22. Profilo di espressione dei geni *Cxk1* e *Ipt2* coinvolti nella biosintesi delle citochinine e di *Vp14* coinvolto nel metabolismo dell'acido abscissico, nei tempi di sviluppo 8 e 12 DAP (in arancione, wild-type B37; in blu il mutante *de18*).

L'acido abscissico regola la fase di accumulo dei nutrienti, in particolare quello dell'amido (Hu et al. del 2012). In *de18* la produzione di amido inizia tardivamente rispetto a B37. La Figura 22 mostra il profilo di espressione del gene *Vp14* in *de18* a 8 e 12 DAP. L'espressione del gene nel mutante ha un andamento crescente da 8 a 12 DAP rispetto a B37. Nel mutante a 8 DAP

l'espressione del gene *vp14* risulta la metà rispetto al wild-type, mentre a 12 DAP la quantità di trascritto aumenta di quasi cinque volte portandosi ad un valore doppio rispetto a B37.

Per quanto riguarda le gibberelline, i risultati ottenuti con l'analisi MapMan evidenziano solo la repressione a 8 ed a 12 DAP del gene GRMZM2G068808 codificante per la *cpps3* (*copalyl diphosphate synthase3*) nel mutante *de18*.

8.7 Geni regolatori dell'espressione genica

Si sono analizzate le variazioni di espressione dei fattori di trascrizione e dei geni coinvolti nel meccanismo di modificazione istonica nel mutante *de18* al fine di individuare possibili meccanismi che concorrono alla formazione del fenotipo mutato nei primi stadi di sviluppo.

Con l'analisi di MapMan sono state individuate 56 famiglie geniche per fattori di trascrizione che sono risultate differenzialmente espresse fra 8 e 12 DAP in B37 e in *de18*. In particolare si sono considerate le famiglie coinvolte nel differenziamento, nella crescita cellulare, nel metabolismo e nella regolazione epigenetica. In Figura 23.A sono mostrate le famiglie geniche maggiormente rappresentate: HB (Homeodomain) con 23 geni, MYB con 21 geni; seguita da AP2/ERBP e bHLH con 19 geni; bZIP con 17 geni e MADS e WRKY con 10 geni. I dati confermano quanto riportato da Wang et al. (2010) sullo studio dei fattori di trascrizione in mais indicando queste classi come le fondamentali per lo sviluppo e l'accumulo di nutrienti e le più rappresentate a livello della cariosside. Le categorie che si incontrano successivamente, ad eccezione della famiglia genica TCP (Teosinte branched 1), sono coinvolte nella regolazione epigenetica attraverso le modificazioni istoniche ed il modellamento della cromatina.

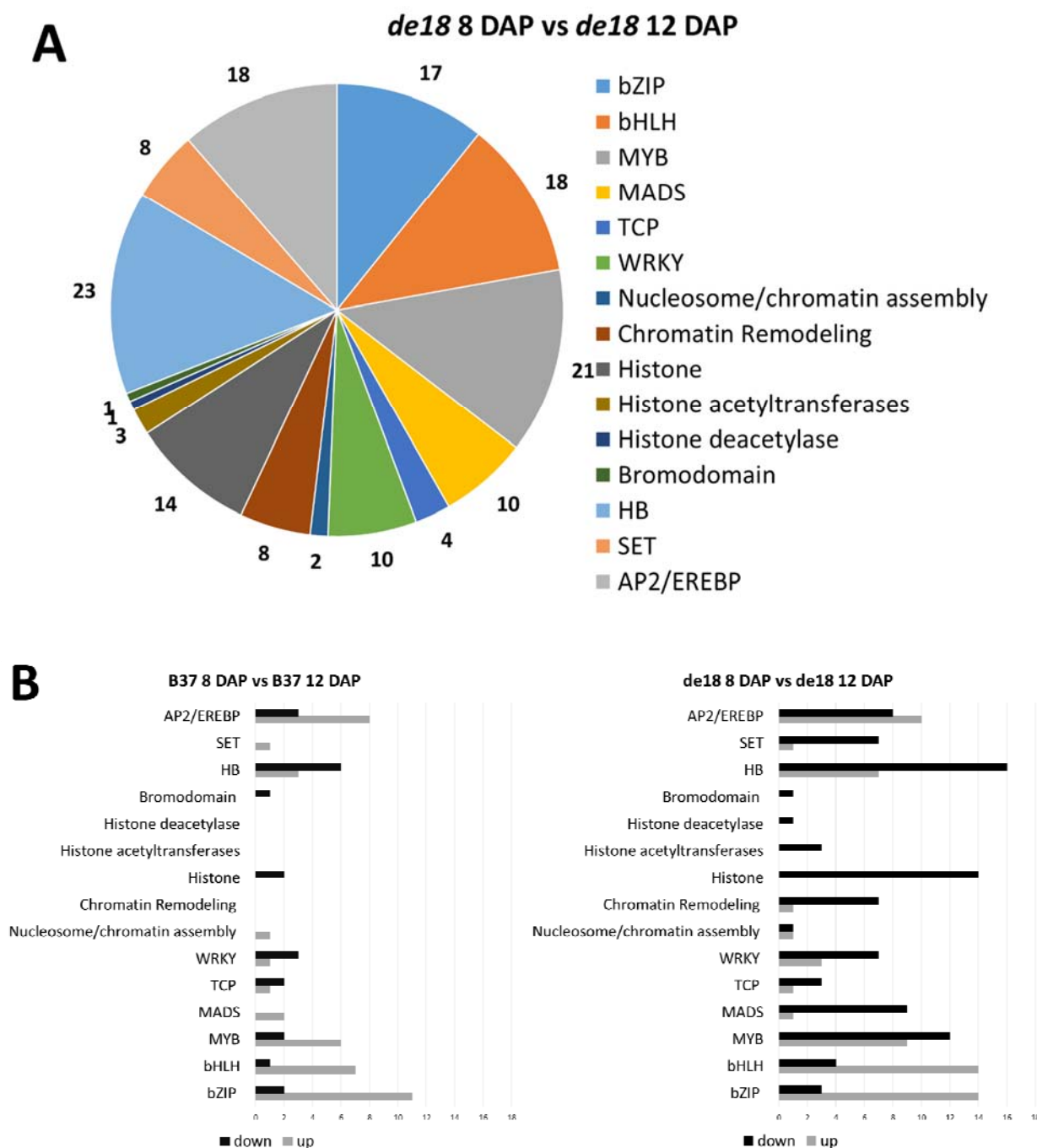


Figura 23. Rappresentazione del numero di DEGs identificati per i fattori di trascrizione. (A) numero totale di DEGs nel confronto del trascrittoma di *de18* a 8 vs 12 DAP, suddivisi per famiglie; (B) numero di DEGs sovra espressi (grigio) e sotto espressi (nero) identificati nei confronti del trascrittoma di B37 a 8 DAP vs a 12 DAP, ed il trascrittoma di *de18* a 8 vs 12 DAP.

In Figura 23.B è riportato il numero di geni che si attivano e disattivano sia nel wild-type che nel mutante, nel confronto tra il trascrittoma a 8 DAP con quello a 12 DAP. La famiglia genica AP2/EREBP raggruppa geni coinvolti nel differenziamento cellulare (Wang et al., 2010) e nella risposta a stress biotici e ambientali. Durante lo sviluppo di *de18*, da 8 a 12 DAP, l'espressione di AP2/EREBP si riduce: 8 geni sono sotto espressi, mentre in B37 se ne ritrovano solo 3 geni. Per gli stessi tempi di sviluppo, nel mutante le famiglie geniche HB, bHLH e WRKY, coinvolte anch'esse nel differenziamento e nel controllo della crescita cellulare, mostrano variazioni nel profilo di espressione, rispetto a B37. In *de18*, nelle famiglie geniche HB ed WRKY, si ha un maggior numero di geni sotto espressi: 16 geni in HB e 7 in WRKY. La famiglia genica bHLH invece incrementa il numero di geni sovra espressi: 14 DEGs nel mutante rispetto al wild-type B37.

La famiglia genica MYB comprende numerosi fattori di trascrizione coinvolti in diversi processi di sviluppo della pianta (Supriya et al., 2013). In *de18* durante lo sviluppo dell'endosperma, 12 DEGs sono repressi rispetto a 2 DEGs del wild-type. Tra i geni sotto espressi vi è il fattore di trascrizione *MYB-related protein 1* (*MRP-1*) specifico per il tessuto BETL (Gómez et al. nel 2009) e fondamentale per la regolazione dei geni *BETL-1*, *BETL-2*, *BETL-9*, *BETL-10* (*Basal Endosperm Transfer Layer 1,2,9,10*), *Meg-1* (*Maternally Expressed Gene 1*) e *TCRR-1* (*Transfer Cell Response Regulator 1*) coinvolti nella formazione di cellule specializzate per lo scambio dei nutrienti. A 12 DAP l'espressione di *MRP-1* nel mutante, rispetto al wild-type, diminuisce drasticamente portandosi a valori di Log2 FC di -2.57. Allo stesso tempo di sviluppo, si ha la repressione degli altri geni che si portano a livelli di espressione più bassi rispetto a B37, in particolare *BETL-1* e *TCRR-1* raggiungono un Log2 Fold Change di -1.25 e -2.22, rispettivamente.

I MADS di tipo I, hanno un ruolo fondamentale nello sviluppo della cariosside dove il regolatore *AGL80/FEM111* interagisce con *AGL61/DIA* e determina le dimensioni delle cellule; *AGL62* regola i tempi di cellularizzazione e la proliferazione all'interno dell'endosperma (Kang et al., 2008; Masiero et al., 2011). Confrontando *de18* a 8 DAP confrontando il tempo di sviluppo 8 DAP vs a 12 DAP è stato messo in evidenza la repressione di 9 MADS di tipo I. L'analisi a 8 DAP e 12 DAP evidenzia che l'espressione dei fattori di trascrizione bZIP non varia significativamente tra il mutante ed il wild-type (Capitolo 8.4)

E' stata osservata la variazione di espressione delle classi dei regolatori coinvolti nella determinazione della struttura della cromatina. Aumentano i DEGs repressi per il mutante *de18* passando da 8 a 12 DAP. In Figura 23.B sono riportate le classi dei fattori che causano

modificazioni della cromatina attraverso l'acetilazione, la deacetilazione e la metilazione dei residui aminoacidici degli istoni e che mostrano una diminuzione di trascritto nel mutante durante lo sviluppo dell'endosperma. Le *Histone acetyltransferases* presentano 3 DEGs sotto espressi, le *Histone deacetylase* 1 DEGs, *Chromatin Remodeling* con 7 DEGs e *SET* 7 DEGs. Inoltre, la famiglia genica identificata come *Histone* e codificante per le subunità istoniche, presenta una sostanziale sotto espressione di 14 DEGs in *de18* rispetto a 2 DEGs nel wild-type. L'analisi delle GO nel confronto a 12 DAP tra il mutante ed il wild-type conferma che nella macroclasse *Biological Process* cinque GO risultano significative (p-value 0.00239): "DNA-packaging", "Chromatin assembly" e "Nucleosome assembly", "Nucleosome organization" e "Protein-DNA complex assembly".

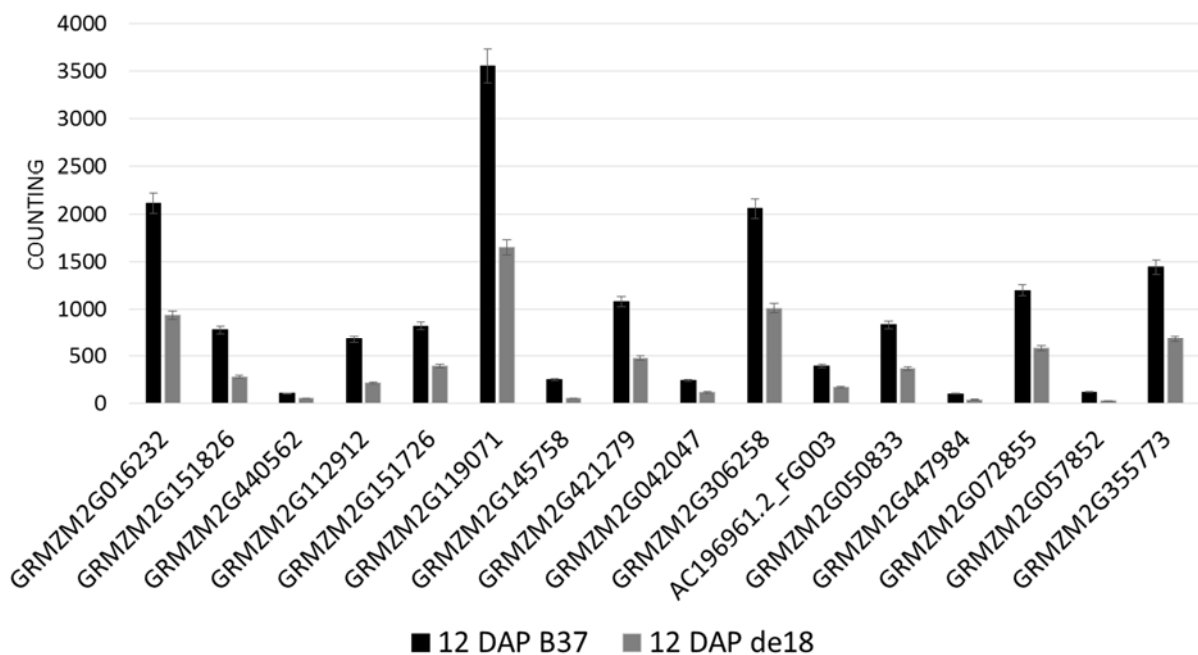


Figura 24. Confronto tra il numero di counting in B37 e *de18* a 12 DAP dei sedici DEGs individuati nelle GO "DNA-packaging", "Chromatin assembly", "Nucleosome assembly", "Nucleosome organization", "Protein-DNA complex assembly" (nero indica B37, grigio il mutante *de18*).

In Figura 24, è riportato il numero di counting di sei DEGs fortemente espressi in B37, e repressi in *de18* a 12 DAP. Questi geni sono GRMZM2G016232, GRMZM2G421279 e GRMZM2G072855

codificanti per l'istone H4, GRMZM2G119071 e GRMZM2G306258 codificanti per la porzione istonica H2B, GRMZM2G355773 per l'istone H3. I restanti DEGs individuati con AgriGO sono classificati all'interno di GO coinvolte nella formazione e nell'organizzazione di complessi macromolecolari.

9. DISCUSSIONE

Le analisi di RNA sequencing effettuate su endosperma di *de18* e B37 a 8 e 12 DAP hanno permesso di analizzare il profilo trascrittomico dei due genotipi individuando le disfunzioni dei meccanismi di crescita legati ad una carenza di acido indol-3-acetico in seguito alla mutazione del gene *ZmYuc1* coinvolto nella biosintesi di IAA.

Lo studio ha messo in evidenza che nel mutante si hanno solo poche significative variazioni nei meccanismi di sintesi e regolazione dell'auxina. La prima riguarda l'espressione del gene per la biosintesi *ZmYUC1* che mostra sotto espressione a 8 e 12 DAP. Dei geni ARF si è osservata la sovra espressione di *ZmARF20* e *ZmARF28*: il primo a 8 DAP e 12 DAP, mentre il secondo a 12 DAP. I geni coinvolti nel meccanismo di repressione della risposta all'auxina invece vengono sotto regolati: il gene *ZmIAA26* a 8 DAP mentre i geni *ZmIAA5* e *ZmIAA14* a 12 DAP. E' possibile che la regolazione dei livelli di auxina non avvenga a livello trascrizionale, bensì post-trascrizionale. Sulla base di queste informazioni i risultati ottenuti attraverso l'analisi in RNA sequencing hanno permesso di disegnare un quadro generale dei meccanismi fisiologici regolati dalla presenza/assenza dell'auxina e della loro variazione all'interno di *de18*.

I carboidrati sono nutrienti essenziali richiesti dalla cariosside durante lo sviluppo perché forniscono energia alle cellule, regolano l'espressione genica e attivano segnali cellulari attraverso la coordinazione con altre vie metaboliche come quella degli ormoni (Eveland et al., 2011). La fonte principale di zuccheri viene fornita dal tessuto materno all'endosperma attraverso il pedicello con la scissione del saccarosio, la sua metabolizzazione e la successiva formazione dell'amido all'interno degli amiloplasti delle cellule dell'endosperma amidaceo. Le cellule di trasferimento presenti nel BETL possiedono un ruolo chiave nel passaggio dei nutrienti, infatti la tipica struttura allungata delle cellule permette di incrementare la superficie cellulare per migliorare l'assorbimento dei nutrienti forniti dal pedicello (Sabelli and Larkins, 2009a). Nel mutante lo sviluppo parziale delle cellule viene causato dalla carenza di auxina che, in base a quanto affermato da Becraft nel 2010 nello studio del mutante *dek1*, permette la specializzazione delle cellule durante la morfogenesi. In *de18* a 12 DAP il fattore di trascrizione *MRP-1* specifico per il tessuto BETL risulta essere sotto espresso portando alla sotto regolazione dei geni coinvolti nella specializzazione delle cellule di trasferimento deputate allo scambio di nutrienti (*BETL-1*,

TCRR-1 e *Meg-1*). I risultati ottenuti con l'analisi delle GO e dell'espressione dei singoli geni ha permesso di evidenziare come in *de18* il metabolismo dei carboidrati venga compromesso. In particolar modo la differenza si apprezza paragonando i risultati ottenuti dai confronti tra il trascrittoma a 8 DAP e 12 DAP di *de18* ed di B37. Si mette in evidenza che l'espressione dei geni coinvolti nell'assimilazione del saccarosio, nella glicolisi, nel ciclo di Krebs e nel metabolismo dell'amido variano maggiormente nel mutante nei due tempi di sviluppo. In *de18* a 8 DAP si osserva la sotto espressione dei geni chiave coinvolti nella produzione dell'amido. A 12 DAP il mutante mostra la sotto espressione della invertasi di parete *Incw2* localizzata nel BETL e deputata all'introduzione del saccarosio nell'endosperma. La scarsa attività dell'enzima invertasi causa la riduzione della concentrazione di glucosio e fruttosio nell'endosperma, conseguenza riscontrata anche nel mutante *miniature1 (mn1)* deficitario nell'espressione delle invertasi di parete (Chourey et al., 2012). La diminuzione dei monosaccaridi nell'endosperma ha ripercussioni sull'attività metabolica della glicolisi in *de18*. Tale considerazione viene confermata nel mutante a 12 DAP con l'aumento dei DEGs sotto espressi delle GO per la glicolisi. Inoltre con MapMan si osserva l'aumento dei geni sotto espressi per la classe della glicolisi e la sotto espressione dei geni codificanti per gli enzimi esochinasi e fruttochinasi coinvolti nella fosforilazione del glucosio e del fruttosio.

L'amido, polisaccaride prodotto all'interno degli amiloplasti delle cellule amidacee dell'endosperma, viene sintetizzato a partire da 10 DAP (Sabelli and Larkins 2009a). Confrontando i valori di espressione genica degli enzimi coinvolti nel metabolismo dell'amido in B37 e in *de18* si osserva che si ha la repressione dei trascritti in *de18* a 8 DAP. L'accumulo di amido nell'endosperma è regolato non solo dalla disponibilità di glucosio che funge da precursore per la formazione delle catene di amilosio e amilopectina, ma anche dagli ormoni che ne regolano la produzione. L'auxina e le citochinine svolgono un ruolo di regolazione positiva dell'attività della invertasi di parete incrementando l'apporto di glucosio (Le Clere et al., 2010), mentre l'acido abscissico favorisce la trascrizione dei geni per il metabolismo dell'amido. Hu et al., (2012) riportano che l'accumulo del trascritto del gene *ZmSSI*, coinvolto nella biosintesi dell'amido, viene favorito dall'apporto di acido abscissico. In questo lavoro, analisi delle sequenze consenso dei siti promotori dei geni *Bt2* e *Sh2*, subunità geniche che formano la ADP-glucosio pirofosforilasi, hanno rilevato la presenza di siti putativi di riconoscimento dei fattori di

trascrizione per le ARF e ABI4, confermando la probabile regolazione della produzione di amido da parte dei due ormoni.

Prendendo come riferimento i risultati ottenuti nel lavoro di Le Clere et al., (2010) sul mutante *mn1*, si può ipotizzare un meccanismo di assimilazione del saccarosio nel mutante *de18* (Figura 25). La forza di richiamo dei nutrienti che si crea all'interno della cariosside è determinata da numerosi fattori tra cui il numero di cellule, la loro grandezza e l'attività metabolica. Il meccanismo di assimilazione di carboidrati viene incrementato dalla presenza di IAA e delle citochinine che agiscono sulla invertasi di parete *Incw2* e aumentano la produzione di glucosio, monosaccaride fondamentale che agisce positivamente sulla trascrizione del gene *ZmYuc1* (Mishar et al. nel 2009). Ciò che si osserva in *de18* è la sotto regolazione di questo meccanismo probabilmente in seguito alla mancanza di auxina e alla carenza di citochinine causata dalla sotto espressione dell'enzima *ZmIPT2* coinvolto nella biosintesi. La bassa concentrazione dei due ormoni nell'endosperma agisce negativamente sull'espressione della invertasi di parete a 12 DAP.

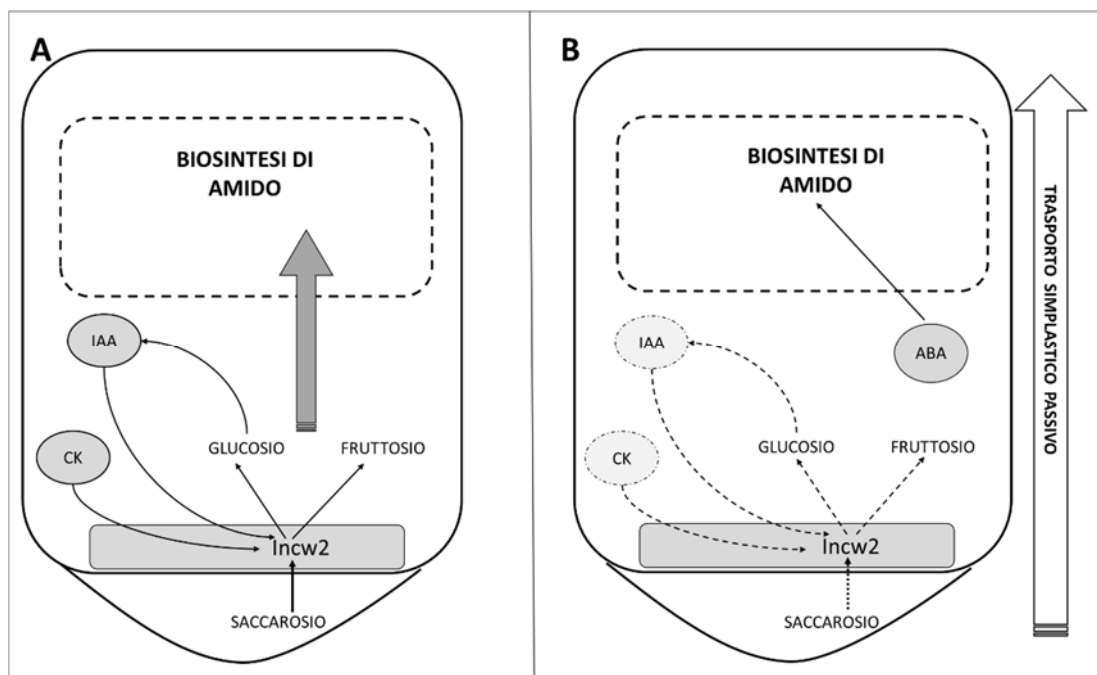


Figura 25. Meccanismo di approvvigionamento di nutrienti e accumulo di amido nell'endosperma di mais B37 (A) e *de18* (B) a 12 DAP. In *de18* l'attività della invertasi di parete *Incw2* non viene stimolata dalla presenza dell'auxina e delle citochinine che sono a basse

concentrazioni. Di conseguenza vi è la riduzione del contenuto di glucosio e fruttosio all'interno dell'endosperma e l'attivazione del trasporto simplastico passivo in seguito al gradiente di concentrazione di saccarosio tra il pedicello e la parte apicale dell'endosperma. In questo modo a 12 DAP la via biosintetica per la produzione dell'amido si attiva, stimolata dalla presenza ad alti livelli dell'acido abscissico (ABA).

Ciò comporta un accumulo di saccarosio a livello del pedicello, la diminuzione della presenza di glucosio e fruttosio nell'endosperma e la riduzione dell'attività metabolica delle cellule. L'eccessiva concentrazione di saccarosio a livello del pedicello determina il trasporto passivo simplastico del disaccaride necessario per la formazione dell'amido nella parte apicale dell'endosperma. L'attività dell'enzima saccarosio fosfosintasi (*Sps*) nell'endosperma permette la formazione di una forza di richiamo di nutrienti dal tessuto madre verso l'endosperma. Nel mutante esiste quindi un ritardo nella produzione di amido causato probabilmente da un flusso più lento di saccarosio e glucosio rispetto a quello che si potrebbe creare con l'azione enzimatica della invertasi. Il ritardo nella produzione di amido viene presto colmato con la ripresa normale dell'attività degli enzimi. Infatti, si è osservato che la quantità di amido risulta essere inferiore in *de18* a 12 DAP e 16 DAP, ma successivamente non si riscontrano differenze tra *de18* e B37 a 20 DAP. L'attivazione del metabolismo dell'amido si ha grazie all'aumento della trascrizione dei geni della biosintesi dell'acido abscissico che portano all'incremento della concentrazione dell'ormone e alla compensazione della carenza di auxina.

Il ruolo degli zuccheri non è limitato alla produzione di materiale di riserva ed energia per le cellule. Studi condotti su cellule di tabacco e *Arabidopsis* (Hartig e Beck, 2005) e sul mutante *mn1* di mais (Rijavec et al., 2009) mettono in evidenza l'influenza del saccarosio e dei monosaccaridi sulla regolazione della mitosi. La proliferazione cellulare ha la sua massima espressione solo nel momento in cui vi sono a disposizione abbastanza carboidrati per supportare la domanda crescente di nutrienti durante la divisione mitotica. La proliferazione cellulare inoltre è regolata dalle citochinine. Secondo quanto proposto da Rijavec et al., (2009), le citochinine influenzano la proliferazione cellulare agendo sulla invertasi di parete e sulle cicline CycD2 e CycD3 coinvolte nel passaggio dalla fase G1 alla S. L'attività enzimatica della invertasi di parete a sua volta regola la proliferazione cellulare attraverso il flusso di saccarosio e glucosio che agiscono positivamente sulle cicline (Figura 26).

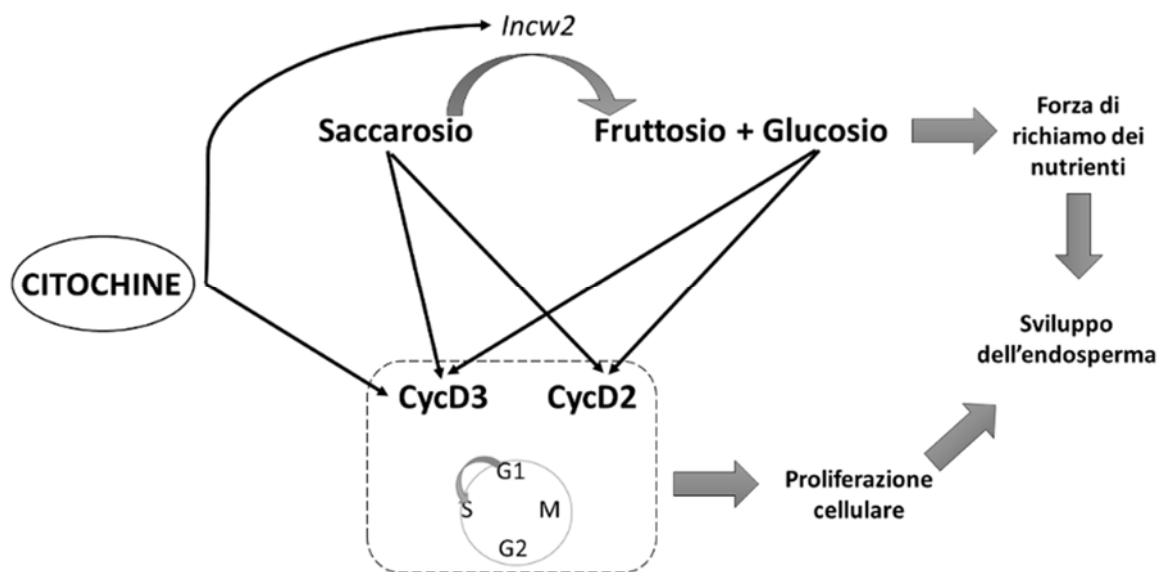


Figura 26. Azione delle citochine durante le prime fasi di sviluppo dell'endosperma. (Rijavec et al., 2009).

Secondo Sabelli e Larkins (2008b), a partire da 8 DAP inizia l'endoreduplicazione nell'endosperma amidaceo e raggiunge la massima attività in corrispondenza del picco di concentrazione di auxina. Inizialmente non tutte le cellule sono coinvolte nella endoreduplicazione, quindi si ha la formazione di una popolazione eterogenea di cellule composte da differente ploidia. Solo successivamente si estende alla porzione centrale dell'endosperma.

In Figura 27 è descritto un modello di regolazione del ciclo cellulare in *de18*.

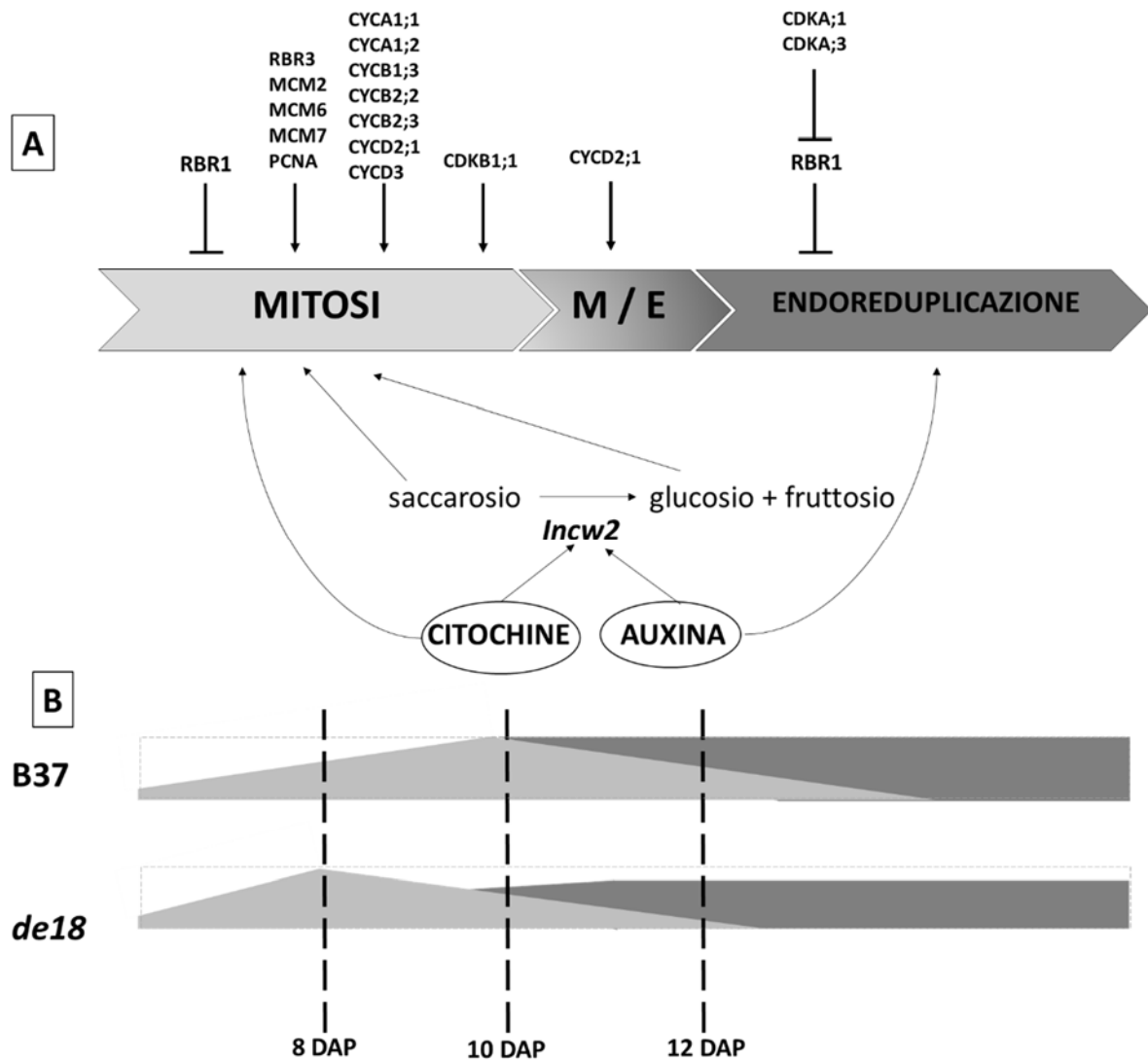


Figura 27. (A) Modello di azione dei geni RBR, delle elicasi (MCM2,6,7), del fattore di proliferazione PCNA, delle cicline (CYC), delle chinasi (CDK), dell'invertasi di parete INCW2, delle citochinine e dell'auxina nel ciclo cellulare dell'endosperma di B37 e *de18*. (B) Modello di svolgimento della mitosi (grigio chiaro) e della endoreduplicazione (grigio scuro) in B37 e *de18*.

A 8 DAP le informazioni rilevanti riguardano l'espressione delle cicline che vengono differenzialmente trascritte rispetto al wild-type. La loro espressione aumenta nel mutante rispetto a B37, in particolare si evidenzia la sovra espressione delle cicline *cycA1;1*, *cycA1;2*, *cycB2;2*, *cycB2;3* e *cycD2;1*, ad eccezione della *cycB1;3* che rimane invariata. La fase di mitosi quindi appare avere un incremento dell'attività in tempi precoci rispetto a B37. A 12 DAP invece lo stato mitotico dell'endosperma di *de18* è meno attivo rispetto a B37 poichè l'espressione delle

cicline e del gene *rbr3* diminuiscono. Infatti, la presenza di alti livelli del trascritto *rbr1* porterebbe all'inibizione dell'espressione di *rbr3*, delle elicasi e del fattore di proliferazione che concorrono positivamente alla duplicazione del DNA. A 12 DAP l'attività di endoreduplicazione si estende alle cellule più interne dell'endosperma amidaceo. Nel mutante tale attività sembra compromessa a causa della repressione della chinasi di tipo A (*cdkA*) che reprime solo in parte l'attività di RBR1. La chinasi *cdkB1;1*, coinvolta nella fase di transizione della fase di mitosi a quella di endoreduplicazione, è significativamente sotto regolata in *de18*. Quindi è possibile che la fase di transizione in *de18* si concluda precocemente, rispetto a B37. L'ipotesi trova conferma nell'analisi delle GO confrontando il trascrittoma di *de18* a 8 e 12 DAP. Nel mutante si osserva la sotto espressione dei geni coinvolti nella formazione dei nucleotidi e nella formazione del DNA.

Ulteriori fattori che regolano il ciclo cellulare sono i carboidrati e gli ormoni. Come già osservato, la mitosi è regolata dalla concentrazione di saccarosio e glucosio dipendente dall'attività enzimatica della invertasi di parete e dalla concentrazione delle citochinine. Nel mutante a 12 DAP, la carenza di saccarosio e glucosio e la minor concentrazione delle citochinine influenzano negativamente l'attività delle cicline, promotrici della fase mitotica. L'assenza di auxina invece causa la de-regolazione dell'endoreduplicazione. In conclusione, nel mutante a 8 DAP la mitosi si mostra essere maggiormente attiva, ma nella fase successiva dello sviluppo l'attività mitotica risulta inferiore, rispetto al wild-type. La proliferazione cellulare quindi potrebbe avere una durata minore in *de18* rispetto a B37 portando alla formazione di un numero minore di cellule. Inoltre, la bassa endoreduplicazione porta alla formazione di cellule a basso contenuto di ploidia. Le analisi citometriche condotte da Bernardi et al., (2012) confermano il minor numero di cellule nell'endosperma ed un livello inferiore di ploidia, in particolare a 12 DAP. Non solo un differente rapporto tra lo stato mitotico e quello di endoreduplicazione può portare alla riduzione delle dimensioni della cariosside in *de18*, ma anche la sotto espressione dei fattori di trascrizione AP2/ERBP, MADS, bHLH, WRKY e HB.

Le cariossidi del mutante *de18* a maturazione (45 DAP) mostrano un contenuto proteico uguale a quello del corrispettivo wild-type (Pasini et al., 2008). I risultati delle analisi GO e quelli ottenute dal profilo di espressione dei geni codificanti per le proteine, permettono di identificare una variazione di attività genica tra il mutante *de18* ed il wild-type B37. I geni per le proteine di riserva aumentano la loro espressione da 8 a 12 DAP sia in B37 che in *de18*, e incrementa anche l'espressione dei geni coinvolti nell'assimilazione dell'azoto. I valori di espressione dei geni per le

proteine di riserva rimangono comunque significativamente elevati nel mutante sia a 8 DAP che a 12 DAP. I risultati ottenuti dall'analisi del profilo di espressione infatti mostrano che i geni per le zeine α e δ si mantengono sovra regolate in tutti i due i tempi di sviluppo, mentre quelli per le famiglie γ e β sono sotto espressi a 8 DAP, ma aumentano a 12 DAP. L'aumento dell'espressione delle zeine di tipo γ e β è imputabile all'incremento di espressione del gene per il fattore di trascrizione PBF (Marzabal et al., 2008), mentre rimane poco chiaro come le zeine di tipo α e δ siano maggiormente espresse nel mutante essendo i geni per i fattori di trascrizione specifici bZIP (Wei et al., 2012) invariati nell'espressione. Sabelli et al., (2012) hanno messo in evidenza una relazione positiva tra il contenuto proteico e l'attività di endoreduplicazione nel mutante *opaque2* (*o2*). L'aumento del livello di endoreduplicazione si ottiene dalla mancanza del fattore di trascrizione *o2*, della famiglia delle bZIP, e dalla riduzione del contenuto in zeine. In *de18* il livello del trascritto del gene *o2* risulta sotto espresso a 8 DAP, ma invariato rispetto al wild-type a 12 DAP, così come gli altri fattori di trascrizione della famiglia delle bZIP. Tuttavia l'alta espressione dei geni delle zeine, soprattutto a 12 DAP, potrebbe essere uno dei fattori che nel mutante influenza negativamente la fase di endoreduplicazione nelle cellule dell'endosperma. Lo sviluppo dell'endosperma viene regolato da meccanismi epigenetici che comprendono lo stato dei nucleosomi, della cromatina e le modificazioni istoniche e del DNA, andando ad influenzare l'attivazione dei processi metabolici. Le informazioni utili riguardo lo stato della cromatina nel mutante *de18* sono fornite inizialmente dalle analisi delle GO che evidenziano come a 12 DAP si ha la repressione dei geni coinvolti nei meccanismi di organizzazione e assemblaggio della cromatina. In particolare si evidenzia la sotto regolazione di geni codificanti per subunità istoniche e quelli per le modificazioni della cromatina. L'acetilazione della cromatina, ad opera delle Histone Acetyltransferases (HATs), e la deacetilazione, ad opera delle Histone Deacetylases (HDACs), sui residui di lisina degli istoni regolano l'accessibilità del DNA alla macchina trascrizionale (Hsieh et al., 2005). I meccanismi epigenetici comprendono anche il fenomeno di imprinting derivante dalla diversa regolazione dell'espressione dei geni di origine materna o paterna: un aumento dell'espressione dei geni di origine materna rispetto a quelli paterni causa la riduzione delle dimensioni dell'endosperma e viceversa (Hsieh et al., 2010). In mais, l'imprinting coinvolge non solo numerosi geni legati allo sviluppo della cariosside, ma anche quelli coinvolti nella biosintesi delle antocianine e nell'accumulo delle proteine (Bai et al., 2015). Le proteine RBR, oltre a possedere un ruolo fondamentale nel ciclo cellulare, sono coinvolte nei

meccanismi di regolazione epigenetica (Sabelli et al., 2012). Sono due i meccanismi principali che causano il silenziamento dell'allele materno e paterno: la trimetilazione della lisina 27 dell'istone H3 (H3K27me₃) da parte del complesso Polycomb Repressive Complex 2 (*PRC2*), e la regolazione della metilazione del DNA ad opera del gene DNA glicosidasi *DEMETER* (*DME*) (Hsieh et al., 2009; Kohler et al., 2012). In *Arabidopsis* si è osservata la presenza di 30-40 geni PEGs espressi nell'endosperma e circa 200 MEGs regolati dalla metilazione del DNA e dal complesso Polycomb (Hsieh et al., 2009). Nell'endosperma di mais, Xin et al., (2013) hanno rilevato l'espressione di 11 geni MEGs e 27 PEGs espressi a 7, 10 e 15 DAP. Tra i geni PEGs individuati in *Arabidopsis* ed in mais, vi sono i geni *YUCCA10* e *ZmYuc1*, rispettivamente. In un recente studio condotto da Du et al., (2014) su riso *OsYUCCA11*, omologo ai geni di *Arabidopsis* e mais, è stato dimostrato la conservazione del meccanismo di imprinting: l'espressione dell'allele paterno avviene attraverso la sua metilazione ed il silenziamento con la ipometilazione e la modificazione H3K27me₃ sull'allele materno. L'imprinting del gene *YUCCA* può realizzarsi anche attraverso il meccanismo di segnalazione dell'enzima (Hsieh et al., 2009).

10. BIBLIOGRAFIA

- Arabidopsis Genome Initiative, 2000, *Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana*, Nature 408: 796–815
- Bai F., Settles M., 2015, *Imprinting in plants as a mechanism to generate seed phenotypic diversity*, Frontiers in Plant Science 5: 780
- Balandin M., Royo J., Gomez E., Muniz L.M., Molina A., Hueros G., 2005, *A protective role for the embryo surrounding region of the maize endosperm, as evidenced by the characterisation of ZmESR-6, a defensin gene specifically expressed in this region*, Plant Mol Biol 58: 269–282
- Becraft P.W., Stinard P.S., McCarty D.R., 1996, *CRINKLY4: a receptor kinase with TNFR similarity, involved in maize epidermal differentiation*, Science 273: 1406–1409
- Becraft P.W., Yi G., 2011, *Regulation of aleurone development in cereal grains*, Journal of Experimental Botany 62: 1669-1675
- Bennet M.J., Marchant A., Gree H.G., May S.T., Millner P.A., et al., 1996, *Arabidopsis AUX1 gene: a permease-like regulator of root gravitropism*, Science 273: 948-950
- Bernardi J., Lanubile A., Li Q., Kumar D., Kladnik A., Cook S., Ross J. and Chourey P., 2012, *Impaired Auxin Biosynthesis in the defective endosperm18 mutant is due to mutational loss of expression in the ZmYuc1 gene encoding endosperm-specific YUCCA1 protein in maize*, Plant Physiology 160: 1318-1328
- Bihmidine S., Hunter III C., Johns C., Koch K. and Braun D., 2013, *Regulation of assimilate import into sink organs: update on molecular drivers of sink strength*, Frontiers on Plant Science 4:177
- Blackwell J. R., Horgan R., 1994, *Cytokinin biosynthesis by extracts of Zea mays*. Phytochemistry 35: 339-342
- Brown W.L., Bressani R., Glover D.V., Hallauer A.R., Johnson V.A., Qualset C.O., 1988, *Quality-protein maize: report of an ad hoc panel of the advisory committee on technology innovation*, Board on Science and Technology for International Development, National Research Council, in cooperation with the Board on Agriculture, National Research Council. Washington, D.C.: National Academy Press.

- Brugière N., Humbert S., Rizzo N., Bohn J., Habben J.E., 2008, *A member of the maize isopentenyl transferase gene family, Zea mays isopentenyl transferase 2 (ZmIPT2), encodes a cytokinin biosynthetic enzyme expressed during kernel development*, Plant Mol Biol 67: 215-229
- Chandler and Brendel, 2002, *The maize genome sequencing project*, Plant Physiology 130: 1594-1597
- Chen J., Zeng B., Zhang M., Xie S., Wang G., Hauck A., Lai J., 2014a, *Dynamic transcriptome landscape of maize embryo and endosperm development*, Plant Physiology 166: 252-264
- Chen J., Lausser A., Dresselhaus T., 2014b, *Hormonal responses during early embryogenesis in maize*, Bioch. Soc. Trans. 42: 325-331
- Cheng W.H., Endo A., Zhou L., Penney J., Chen H.C., Arroyo A., Leon P., Nambara E., Asami T., Seo M., 2002, *A unique short-chain dehydrogenase/ reductase in Arabidopsis glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions*, Plant Cell 14: 2723–2743
- Cheng Y., Dai X., Zhao Y., 2007, *Auxin synthesized by the YUCCA flavin monooxygenases is essential for embryogenesis and leaf formation in Arabidopsis*, The Plant Cell 19: 2430-2439
- Chourey P.S., Li Q., Kumr D., 2010, *Sugar-hormone cross-talk in seed development: two redundant pathways of IAA biosynthesis are regulated differentially in the invertase-deficient miniature1 (mn1) seed mutant in maize*, Molecular Plant 3: 1026-1036
- Chourey P.S., Li Q., Cevallos-Cevallos J., 2012, *Pleiotropy and its dissection through a metabolic gene Miniature1 (Mn1) that encodes a cell wall invertase in developing seeds of maize*, Plant Science 184: 45-53
- Collard B.C.Y. and Mackill D.J., 2007, *Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century*, Phil. Trans. R. Soc. B 363: 557-572
- Cooney T.P. and Nonhebel H.M., 1991, *Biosynthesis of indole-3- acetic acid in tomato shoots: measurement, mass-spectral identification and incorporation of 2H from 2H2O into indole-3- acetic acid, D- and L-tryptophan, indole-3-pyruvate and tryptamine*, Planta 184: 368-376
- Cossegal M., Vernoud V., Depege N., Rogowsky P.M., 2007, *The embryo surrounding region*, In OA Olsen, ed, Endosperm 8: 57–71

- Cossegal M., Chambrier P., Mbello S., Balzergue S., Martin-Magniette M., Moing A., Deborde C., Guyon V., Perez P., Rogowsky P., 2008, *Transcriptional and metabolic adjustments in ADP-Glucose Pyrophosphorylase-deficient bt2 maize kernels*, Plant Physiology 146: 1553-1570
- Costa L.M., Gutierrez-Marcos J.F., Brutnell T.P., Greenland A.J., Dickinson H.G., 2003, *The globby1-1 (glo1-1) mutation disrupts nuclear and cell division in the developing maize seed causing alterations in endosperm cell fate and tissue differentiation*, Development 130: 5009-5017
- Dante R.A., Larkins B.A., Sabelli P.A., 2014a, *Cell cycle control and seed development*, Frontiers in Plant Science 5: 493
- Dante R.A., Sabelli P.A., Nguuyen H.N., Leiva-Neto J.T., Tao Y., Lowe K.S., Hoerster G.J., Gordon-Kamm W.J., Jung R., Larkins B.A., 2014b, *Cycin-dependent kinase complexes in developing maize endosperm: evidence for differential expression and functional specialization*, Planta 239: 493-509
- Day R.C., Herridge R.P., Ambrose B.A., Macknight R.C., 2008, *Transcriptome analysis of proliferating Arabidopsis endosperm reveals biological implications for the control of syncytial division, cytokinin signaling, and gene expression regulation*. Plant Physiol. 148: 1964-1984
- Ding X.H., Cao Y.L., Huang L.L., Zhao J., Xu C.G., Li X.H., Wang S.P., 2008, *Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate independent basal immunity in rice*, The Plant Cell 20: 228–240.
- Dorcey E., Urbez C., Blazquez M.A., Carbonell J., Perez-Amador M.A., 2009, *Fertilization-dependent auxin response in ovules triggers fruit development through the modulation of gibberellin metabolism in Arabidopsis*. Plant J. 58: 318-332
- Du M., Luo M., Zhang R., Finnegan E.J., Koltunow A.M.G., 2014, *Imprinting in rice: the role of DNA and histone methylation in modulating parent-of-origin specific expression and determining and determining transcription start sites*, Plant J. 79(2): 232-242
- Evaland A.L., Jackson D.P., 2011, *Sugar, signalling, and plant development*, Journal of Experimental Botany doi:10.1093/jxb/err379

- Forestan C., Meda S., Varotto S., 2010, *ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development*, Plant Physiology 152: 1373-1390
- Forestan C., Farinati S., Varotto S., 2012, *The maize PIN gene family of auxin transporters*, Frontiers in Plant Science 3: 16
- Forestan C. and Varotto S., 2012, *The role in PIN auxin efflux carriers in polar auxin transport and accumulation and their effect on shaping maize development*, Molecular Plant 5: 787-798
- Friml J., Vieten A., Sauer M., Weijers D., Schwarz H., Hamann T., 2003, *Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of Arabidopsis*. Nature 426: 147-153
- Fujino K., Matsuda Y., Ozawa K., Nishimura T., Koshiha T., Fraaije M.W., Sekiguchi H, 2007, *NARROW LEAF 7 controls leaf shape mediated by auxin in rice*, Mol Gen Genom 279: 499-507.
- Gallavotti A., Barezesh S., Malcomber S., Hall D., Hackson D., Schmidt R.J., McSteen P., 2008a, *sparse inflorescence1 encodes a monocot-specific YUCCA-like gene required for vegetative and reproductive development in maize*, PNAS 105: 15196-15201
- Gallavotti A., Yang Y., Schmidt R.J., Jackson D., 2008b, *The relationship between auxin transport and maize branching*, Plant Physiology 147: 1913-1923
- Gallavotti A., Long J.A., Stanfield S., Yang X.A., Jackson D., Vollbrecht E., Schmidt R.J., 2010, *The control of axillary meristem fate in the maize ramosa pathway*. Development 137: 2849–2856.
- Gallavotti A., 2013, *The role of auxin in shaping shoot architecture*, Journal of Experimental Botany 64: 2593-2608
- Galweiler L., Guan C.H., Muller A., Wisman E., Mendgen K., Yephremov A., Palme K., 1998, *Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in Arabidopsis vascular tissue*, Science 282: 2226–2230
- Giroux M.J., Hannah L.C., 1994, *ADP-glucose pyrophosphorylase in shrunken-2 and brittle-2 mutants of maize*, Mol Gen Genet 243: 400–408

- Goff S. A., Ricke D., Lan T. H., Presting G., Wang R., Dunn M., Glazebrook J., Sessions A., Oeller P., Varma H., 2002, *A draft sequence of the rice genome (Oryza sativa L. ssp. japonica)*, Science 296: 92–100
- Gomez E., Royo J., Guo Y., Thompson R., Hueros G., 2002, *Establishment of cereal endosperm expression domains: identification and properties of a maize transfer cell-specific transcription factor, ZmMRP-1*, Plant Cell 14: 599–610
- Gomez E., Royo J., Muniz L.M., Sellam O., Paul W., Gerentes D., Barrero C., Lopez M., Perez P., Hueros G., 2009, *The maize transcription factor Myb-Related Protein-1 is a key regulator of the differentiation of transfer cells*, The Plant Cell 21: 2022-2035
- Gubler F., Kalla R., Roberts J.K., Jacobsen J.V., 1995, *Gibberellin-regulated expression of a MYB gene in barley aleurone cells: evidence for MYB transactivation of a high-pI α -amylase gene promoter*, Plant Cell 7: 1879–1891.
- Guo Xiamonei, Yuan Lingling, Chen Han, Sato Shirley J, Clemente Thomas E., Holding David R., 2013, *Non redundant function of zein and their correct stoichiometric ratio drive protein body formation in maize endosperm*, Plant Physiology 162: 1359-1369
- Gutierrez-Marcos J.F., Costa L.M., Biderre-Petit C., Khbaya B., O'Sullivan D.M., Wormald M., Perez P., Dickinson H.G., 2004, *Maternally expressed gene1 is a novel maize endosperm transfer cell-specific gene with a maternal parent-of-origin pattern of expression*. Plant Cell 16: 1288–1301.
- Gutierrez-Marcos J.F., Dal Prà M., Giulini A., Costa L.M., Gavazzi G., Cordelier S., Sellam O., Tout C., Paul W., Perez P., Dickinson H.G., Consonni G., 2007, *empty pericarp4 Encodes a mitochondrion-target pentatricopeptide repeat protein necessary for seed development and plant growth in maize*, The Plant Cell 19: 196-210
- Hamann T., Benkova E., Baurle I., Kientz M., Jurgens G., 2002, *The Arabidopsis BODENLOS gene encodes an auxin response protein inhibiting MONOPTEROS-mediated embryo patterning*, Genes Dev 16: 1610–1615
- Hartig K. and Beck E., 2005, *Crosstalk between auxin, cytokinins, and sugar in the plant cell cycle*, Plant Biol 8: 389-396

- Hartwig T., Chuck G.S., Fujioka S., Klempien A., Weizbauer R., Potluri D.P., 2011, *Brassinosteroid control of sex determination in maize*, Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 108: 19814–19819
- Hsieh T. and Fischer R.L., 2005, *Biology of chromatin dynamics*, Annu. Rev. Plant Biol. 56: 327-51
- Hsieh T., Shin J., Uzawa R., Silva P., Sohen S., Bauer M.J., Hashimoto M., Kirkbride R.C., Harada J.J., Zilberman D., Fischer R., 2010, *Regulation of imprinted gene expression in Arabidopsis endosperm*, PNAS 108: 1755-1762
- Hu Y., Li Y., Liu H., Tian M., Huang Y., 2012, *ABA-induced expression of the ZmSSI gene in maize (Zea mays L.) endosperm*, Journal of Experimental Botany 63: 5979-5989
- Hsieh T., Shin J., Uzawa R., Silva P., Cohen S., Bauer M., Hashimoto M., Kirkbride R.C., Harada J.J., Zilberman D., Fischer R.L., 2010, *Regulation of imprinted gene expression in Arabidopsis endosperm*, PNAS 108: 1755-1762
- Ishihara A., Hashimoto Y., Tanaka C., Dubouzet J.G., Nakao T., Matsuuda F., Nishioka T., Miiyagawa H., Wakasa K., 2008, *The tryptophan pathway is involved in the defence responses of rice against pathogenic infection via serotonin production*, Plant Journal 54: 481–495
- Jensen P.J., and Bandurski R.S., 1994, *Metabolism and synthesis of indole-3-acetic acid (IAA) in Zea mays (levels of IAA during kernel development and the use of in vitro endosperm systems for studying IAA biosynthesis)*, Plant Physiol 106: 343–351.
- Jiang W.B., Lin W.H., 2013, *Brassinosteroid functions in Arabidopsis seed development*, Plant Signal. Behav. 162: 1965-1977
- Kang I.H., Steffen J.G., Portereiko M.F., Lloyd A., Drews G.N., 2008, *The AGL62 MADS domain protein regulates cellularization during endosperm development in Arabidopsis*, Plant Cell 20: 635–647
- Kelley D.R., Arreola A., Gallagher T.L., Gasser C.S., 2012, *ETTIN (ARF3) physically interacts with KANADI proteins to form a functional complex essential for integument development and polarity determination in Arabidopsis*. Development 139: 1105–1109

- Knoller A. S., Blakeslee J. J., Richards E. L., Peer W. A., and Murphy A. S., 2010, *Brachytic2/ZmABCB1 functions in IAA export from intercalary meristems*, J. Exp. Bot. 61: 3689–3696.
- Koga J., 1995, *Structure and function of indolepyruvate decarboxylase, a key enzyme in indole-3-acetic biosynthesis*, Biochim Biophys Acta 1249: 1-13
- Köhler C., Wolff P. and Spillane C., 2012, *Epigenetic Mechanisms Underlying Genomic Imprinting in Plants*, Annu. Rev. Plant Biol. 63: 331-352.
- Lara M.E.B., Garcia M.C.G., Fatima T., Ehneb R., Lee T.K., Proels R., Tanner W., Roitsch T., 2004, *Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence*, Plant Cell 16: 1276–1287
- Le Clere S., Schmelz E.A., Chourey P.S., 2010, *Sugar level regulate tryptophan-dependent auxin biosynthesis in developing maize kernels*, Plant Physiology 153: 306-318
- Leroux B.M., Goodyke A.J., Schumacher K.I., Abbott C.P., Clore A.M., Yadegari R., Larkins B.A., Dannenhoffer J.M., 2014, *Maize early endosperm growth and development: from fertilization through cell type differentiation*, American Journal of Botany 101: 1259-1274
- Leubner-Metzger G., 2001, *Brassinosteroids and gibberellins promote tobacco seed germination by distinct pathways*, Planta 213: 758–763
- Lid S.E., Gruis D., Jung R., Lorentzen J.A., Ananiev E., Chamberlin M., Niu X., Meeley R., Nichols S., Olsen O., 2002, *The defective kernel 1 (dek1) gene required for aleurone cell development in the endosperm of maize grains encodes a membrane protein of the calpain gene superfamily*, PNAS 99: 5460-5465
- Liu H.J., Wang S.F., Yu X.B., Yu J., He X.W., Zhang S.L., Shou H.X., Wu P., 2005, *ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice*, Plant J 43: 47–56.
- Liu Y., Jiang H., Chen W., Qian Y., Ma Q., Cheng B., Zhu S., 2011, *Genome-wide analysis of the auxin response factor (ARF) gene family in maize (Zea mays)*, Plant Growth Regul 63: 225-234
- Liung K., 2013, *Auxin metabolism and homeostasis during plant development*, Development 140: 943-950

- Locascio A., Roig-Villanova I., Bernardi J., Varotto S., 2014, *Current perspectives on the hormonal control of seed development in Arabidopsis and maize: a focus on auxin*, *Frontiers in Plant Science* 5: 412
- Ludwing-Muller J., 2011, *Auxin conjugates: their role for plant development and in the evolution of land plants*, *Journal of Experimental Botany* 62: 1757-1773
- Lur H.S., Setter T.L., 1993, *Endosperm development of maize defective kernel (dek) mutants. Auxin and cytokinin levels*, *Annal. Bot.* 72: 1–6.
- Makarevitch I., Thompson A., Muehlbauer G.J., Springer N.M., 2012, *Brd1 gene in maize encodes a brassinosteroid C-6 oxidase*, *PLoS ONE*, 7: e30798
- Maschiguchi K, Tanaka K., Sakai T., Sugawara S., Kawaide H., Natsume M., Hanada A., Yaeno T., Shirasu K., Yao H., McSteen P., Zhao Y., Hayashi K., Kaniya Y., Kasahara H., 2011, *The main auxin biosynthesis pathway in Arabidopsis*, *PNAS* 108: 18512-18517
- Marzabal P., Gas E., Fontanet P., Vincente-Carbajosa J., Torrent M., Ludevid M.D., 2008, *The maize Dof protein PBF activates transcription of γ -zein during maize seed development*, *Plant Mol Biol* 67: 441-454
- Mashiguchi K., Tanaka K., Sakai T., Sugawara S., Kawaide H., Natsume M., Hanada A., Yaeno T., Shirasu K., Yao H., McSteen P., Zhao Y., Hayashi K., Kamiya Y., Kasahara H., 2011, *The main auxin biosynthesis pathway in Arabidopsis*, *PNAS* 108: 18512-18517
- Masiero S., Colombo L., Grini P.E., Schnittger A., Kater M.M., 2011, *The emerging importance of type I MADS Box transcription factor for plant reproduction*, *The Plant Cell* 23: 865-872
- McSteen P., Malcomber S., Skirpan A., Lunde C., Wu X., Kellogg E., Hake S., 2007, *barren inflorescence2 encodes a co-ortholog of the PINOID serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize*, *Plant Physiol* 144: 1000–1011.
- McSteen P., 2010, *Auxin and monocot development*, *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2: a001479
- Michalczyk L., Bandurski R.S., 1982, *Enzymatic synthesis of 1-O-indole-3-ylacetyl-beta-D-glucose and indole-3-ylacetyl-myo-inositol*, *Biochem. J.* 207: 273-81

- Mishra B.S., Singh M., Aggrawal P., Laxmi A., 2009, *Glucose and auxin signaling interaction in controlling Arabidopsis thaliana seedlings root growth and development*. PLoS One 4: e4502
- Mravec J., Kubes M., Bielach A., Gaykova V., Petrasek J., Skupa P., Chand S., Benkova E., Zazimalova E., Friml J., 2008, *Interaction of PIN and PGP transport mechanisms in auxin distribution-dependent development*, Development 135: 3345–3354
- Mravec J., Skupa P., Bailly A., Hoyerova K., Krecek P., Bielach A., Petresek J., Zhang J., Gaykova V., Stierhof Y., Dobrev P.I., Schwarzerova K., Rolcik J., Seifertova D., Luschnig c., Benkova E., Zazimalova E., Geisler M., Friml J., (2009). *Subcellular homeostasis of phytohormone auxin is mediated by the ER-localized PIN5 transporter*, Nature 459: 1136–1140.
- Muller B., Sheen J., 2008, *Cytokinin and auxin interplay in root stem-cell specification during early embryogenesis*, Nature 453: 1094–1097
- Multani D.S., Briggs S.P., Chamberlin M.A., Blakeslee J.J., Murphy A.S., Johal G.S., 2003, *Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize br2 and sorghum dw3 mutants*, Science 302: 81–84.
- Muniz L.M., Royo J., Gomez E., Barrero C., Bergareche D., Hueros G., 2009, *The maize transfer cell-specific type-A response regulator ZmTCRR-1 appears to be involved in intercellular signalling*, Plant J. 48: 17–27.
- Nakazawa M., Yabe N., Ichikawa T., Yamamoto Y.Y., Yoshizumi T., Hasunuma K., Matsui M., 2001, *DFL1, an auxin-responsive GH3 gene homologue, negatively regulates shoot cell elongation and lateral root formation, and positively regulates the light response of hypocotyl length*, The Plant Journal 25: 213–221.
- Nuss E. T. and Tanumihardjo, 2010, *Maize: a paramount staple crop in the context of global nutrition*, Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety 9: 417-436
- Olsen O.A., 2001, *Endosperm development: cellularization and cell fate specification*, Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 233-67
- Olsen O.A., 2004, *Nuclear endosperm development in cereals and Arabidopsis thaliana*, The Plant Cell 16: S214-S227

- Overvoorde P., Fukaki H., Beeckman T., 2010, *Auxin control of root development*, CSH Perspective Biol 2: a001537
- Pasini L., Stile M.R., Puja E., Valsecchi R., Francia P., Carletti G., Salamini F., Marocco A., 2008, *The integration of mutant loci affecting maize endosperm development in a dense map using an AFLP-based procedure*, Molecular Breeding 22: 527-541
- Petrasek J., Mravec J., Bouchard R., Blakeslee J.J., Abas M., Seifertova D., et al., 2006, *PIN protein perform a rate-limiting function in cellular auxin efflux*, Science 312: 914-918
- Phillips K.A., Skirpan A.L., Kaplinsky N.J., McSteen P., 2009, *Developmental disaster1 (Dvd1): A novel mutation causing defects during vegetative and inflorescence development in maize (Zea mays, Poaceae)*, Am J Bot 96: 420–430.
- Rampey R.A., LeClere S., Kowalczyk M., Ljung K., Sandberg G., Bartel B., 2004, *A family of auxin-conjugate hydrolases that contribute to free indole-3-acetic acid levels during Arabidopsis germination*, Plant Physiology 135: 978–988.
- Ren X., Zhang J., 2013, *Research progresses on the key enzymes involved in sucrose metabolism in maize*, Carbohydrate Research 368: 29-34
- Ren X.D., Lui H.M., Liu Y.H., Hu Y.F., Zhang J.J., Huang Y.B., 2015, *Influence of sugars and hormones on the genes involved in sucrose metabolism in maize endosperm*, Gent. Mol. Res. 14: 1671-1678
- Rijavec Tomaz, Kovac Maja, Kladnik Ales, Chourey Prem S., Demastia Marina, 2009, *A comparative study on the role of cytokinins in caryopsis development in the maize miniaute1 seed mutant and its wild type*, Journal of Integrative Plant Biology 51: 840-849
- Riou-Khamlichi C., Huntley R., Jacqmard A., Murray J.A., 1999, *Cytokinin activation of Arabidopsis cell division through a D-type cyclin*, Science 283: 1541–1544.
- Roitsch T., Balibrea M.E., Hoffmann M., Proels R., Sinha A.K., 2003, *Extracellular invertase: key metabolic enzyme and PR protein*, J Exp Bot 54: 513–524
- Rosquete M.R., Barbez E., Kleine-Vehn J., 2011, *Cellular auxin homeostasis: gatekeeping is housekeeping*, Molecular Plant 5: 772-786

- Sabelli P.A., Larkins B.A., 2008, *The endoreduplication cell cycle: regulation and function*, In DPS Verma, Z Hong, eds, *Cell Division Control in Plants* 9: 75–100
- Sabelli P.A., Larkins B.A., 2009a, *The development of endosperm in grasses*, *Plant Physiology* 149: 14-26
- Sabelli P.A., Larkins B.A., 2009b, *Regulation and function of retinoblastoma-related plant genes*, *Plant Science* 177: 540-548
- Sabelli P.A., 2012, *Replicate and die for your own good: endoreduplication and cell death in the cereal endosperm*, *Journal of Cereal Science* 56: 9-20
- Sabelli P.A., Liu Y., Dante R., Lizarraga L., Nguyen H., Brown S., Klingler J., Yu J., LaBrant E., Layton T., Feldman M. and Larkins B., 2013, *Control of cell proliferation, endoreduplication, cell size, and cell death by the retinoblastoma-related pathway in maize endosperm*, *PNAS* 110: E1827-E1836
- Sauer M., Robert S., Kleine-Vehn J., 2013, *Auxin: simply complicated*, *Journal of Experimental Botany* 64: 2565-2577
- Scanlon M.J., Henderson D.C., Bernstein B., 2002, *SEMAPHORE1 functions during the regulation of ancestrally duplicated knox genes and polar auxin transport in maize*, *Development* 129: 2663–2673
- Schlereth A., Moller B., Liu W.L., Kientz M., Flipse J., Rademacher E.H., Schmid M., Jurgens G., Weijers D., 2010, *MONOPTEROS controls embryonic root initiation by regulating a mobile transcription factor*, *Nature* 464: 913–916
- Schnabel E. L., Frugoli J., 2004, *The PIN and LAX families of auxin transport genes in Medicago truncatula*, *Mol. Genet. Genomics* 272: 420–432
- Schneider E.A., 1972, *Biosynthesis and metabolism of indol-3yl- acetic acid: The native indoles of barley and tomato shoots*, *Journal Exp. Bot.* 23: 152–170
- Schruff M.C., Spielman M., Tiwari S., Adams S., Fenby N., Scott R.J., 2006, *The AUXIN RESPONSE FACTOR 2 gene of Arabidops is links auxin signalling, cell division, and the size of seeds and other organs*, *Development* 133: 251–261
- Seo M., Koiwa H., Akaba S., Komano T., Oritani T., Kamiya Y., Koshiba T., 2000, *Absciscic acid aldehyde oxidase of Arabidopsis thaliana*, *Plant J* 23: 481–488

- Shan X., Yan J., Xie D., 2012, *Comparison of phytohormone signalling mechanisms*, Current Opinion in Plant Biology 15: 84-91
- Shen B., Li C., Min Z., Meeley R.B., Tarczynski M.C., Olsen O.A., 2003, *sal1 determines the number of aleurone cell layers in maize endosperm and encodes a class E vacuolar sorting protein*, Proc Natl Acad Sci USA 100: 6552–6557
- Sreenivasulu N., Wobus U., 2013, *Seed-development programs: a systems biology based comparison between dicots and monocots*, Annu. Rev. Plant Biol. 64: 189–217
- Stepanova A.N., Robertson-Hoyt J., Yun J., Benavente L.M., Xie D.Y., Dolezal K., Schlereth A., Jürgens G., Alonso J.M., 2008, *TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development*, Cell 133: 177–191
- Sugawara S., Hishiyama S., Jikumaru Y., Hanada A., Nishimura T., Koshiba T., Zhao Y., Kasahara H., 2009, *Biochemical analyses of indole-3-acetaldoxime-dependent auxin biosynthesis in Arabidopsis*. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 106: 5430–5435
- Supriya A., Poonam S., Neelam R.Y., Ram C.Y., *MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: an overview*, Physiol Mol Biol Plant 19: 307-321
- Takase T., Nakazawa M., Ishikawa A., Kawashima M., Ichikawa T., Takahashi N., Shimada H., Manabe K., Matsui M., 2004, *ydk1-D, an auxin-responsive GH3 mutant that is involved in hypocotyl and root elongation*, The Plant Journal 37: 471–483.
- Tao Y., Ferrer J.L., Ljung K., Pojer F., Hong F.X., Long J.A., Li L., Moreno J.E., Bowman M.E., Ivans L.J., ChenY., Lim J., Zhao J., Ballare C.L., Sandbeg G., Noel J.P, Chory J., 2008, *Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants*, Cell 133: 164–176
- Tivendale N.D., Davies N.W., Molesworth P.P., Davidson S.E., Smith J.A., Lowe E.K., Reid J.B., Ross J.J., 2010, *Reassessing the role of N-hydroxytryptamine in auxin biosynthesis*, Plant Physiology, 154: 1957-1965
- Tivendale N.D., Ross J.J., Cohen J.D., 2014, *The shifting paradigms of auxin biosynthesis*, Trend in Plant Science 19: 44-51

- The Gene Ontology Consortium, Ashburner M., Ball C.A., Blake J.A., Botstein D., Butler H., Cherry J.M., Davis A.P., Dolinski K., Dwight S.S., Eppig J.T., Harris M.A., Hill D.P., Issel-Tarver L., Kasarskis A., Lewis S., Matese J.C., Richardson J.E., Ringwald M., Rubin G.M., Sherlock G., 2000, *Gene ontology: tool for the unification of biology*, Nat. Genet. 25: 25-29
- Torti G., Manzocchi L., Salamini F., 1986, *Free and bound indole-acetic acid is slow in the endosperm of maize mutant defective endosperm-B18*, Theor Appl Genet 72: 602-605
- Vert G., Walcher C.L., Chory J., Nemhauser J.L., 2008, *Integration of auxin and brassinosteroid pathways by Auxin Response Factor2*, Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 105: 9829–9834
- Vierstra R.D., 2009, *The ubiquitin-26S proteasome system at the nexus of plant biology*, Nat Rev Mol Cell Biol 10: 385–397.
- Von Behrens I., Komatsu M., Zhang Y.X., Berendzen K.W., Niu X.M., Sakai H., Taramino G., Hochholdinger F., 2011, *Rootless with undetectable meristem 1 encodes a monocot-specific AUX/IAA protein that controls embryonic seminal and post-embryonic lateral root initiation in maize*, The Plant Journal 66: 341–353.
- Wang L. and Ruan Y., 2013, *Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signalling*, Frontiers in Plant Science 4: 163
- Wang Y., Deng D., Bian Y., Lv Y., Xie Q., 2010, *Genome-wide analysis of primary auxin-responsive Aux/IAA gene family in maize (Zea mays. L.)*, Mol. Biol. Rep. 37: 3991-4001
- Weber H., Borisjuk L., Wobus U., 2005, *Molecular physiology of legume seed development*, Annu. Rev. Plant Biol. 56: 253–279
- Wei K., Chen J., Wang Y., Chen Y., Chen S., Lin S., Pan S., Zhong X., Xie Daoxin, 2012, *Genome-wide analysis of bZip-encoding genes in maize*, DNA Research 19: 463-476
- Wen-Bo J., Wen-Hui L., 2013, *Brassinosteroid functions in Arabidopsis seed development*, Plant Signaling Behavior 8: e25928
- Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., VanOnckelen H., Schmulling T., 2003, *Cytokinin deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity*, Plant Cell 15: 2532–2550

- White C.N., Proebsting W.M., Hedden P., Rivin C.J., 2000, *Gibberellins and seed development in maize. I. Evidence that gibberellin/abscisic acid balance governs germination versus maturation pathway*, Plant Physiology 122: 1081-1088
- Whitt P.E., Vreugdenhil D., 1998, *Localization of sucrose synthase activity in developing maize kernel by in situ enzyme histochemistry*, Journal of Experimental Botany 49: 1163-1171
- Woo Y., Hu D.W., Larkins B.A., Jung R., 2001, *Genomics analysis of genes expressed in maize endosperm identifies novel seed proteins and clarifies patterns of zein gene expression*, The Plant Cell 13: 2297-2317
- Wu C.Y., Trieu A., Radhakrishnan P., Kwok S.F., Harris S., Zhang K., Wang J., Wan J., Zhai H., Takatsuto S., 2008, *Brassinosteroids regulate grain filling in rice*. Plant Cell 20: 2130–2145
- Wu Y., Holding D.R., Messing J., 2010, *γ -zeins are essential for endosperm modification in quality protein maize*, PNAS 107: 12810-12815
- Xin M., Yang R., Li G., Chen H., Laurie J., Ma C., Wang D., Yao Y., Larkins B.A., Sun Q., Yadegari R., Wang X., Ni Z., 2013, *Dynamic expression of imprinted genes associates with maternally controlled nutrient allocation during maize endosperm development*, Plant Cell 25: 3212-3227
- Xing H., Pudake R.N., Guo G., Xing G., Hu Z., Zhang Y., Sun Q., Ni Z., 2011, *Genome-wide identification and expression profiling of auxin response factor (ARF) gene family in maize*, BMC Genomics 12: 178
- Xu M., Zhu L., Shou H.X., Wu P., 2005, *A PIN1 family gene, OsPIN1, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice*, Plant Cell Physiol 46: 1674–1681.
- Yamamoto Y., Kamiya N., Morinaka Y., Matsuoka M., Sazuka T., 2007, *Auxin biosynthesis by the YUCCA genes in rice*, Plant Physiol 143: 1362–1371.
- Zhang L.Y., Bai M.Y., Wu J., Zhu J.Y., Wang H., Zhang Z., 2009, *Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and Arabidopsis*, Plant Cell 21, 3767–3780
- Zhao Y., Christensen S.K., Fankhauser C., Cashman J.R., Cohen J.D., Weigel D., Chory J., 2001, *A role for Flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis*, Science 291 : 306-309

- Zheng Y., Wang Z., 2010, *Current opinion on endosperm transfer cells in maize*, Plant Cell Rep
29: 935-942

COMUNICAZIONI SCIENTIFICHE

Pancini S., Bernardi J., Busconi M., Marocco A., *Seed mutants affecting sugar metabolism in maize: mapping, gene expression and sugar level*, In: 57th Annual Congress of Italian Society of Agricultural Genetics, Foggia, 16-19 September 2013

ABSTRACT. Maize is one of the most important crop in the world and its seeds are used for feed, food and resource for many commercial products. The molecular mechanisms involved in seed development of maize kernel are very complex and not well understood. In particular, it is interesting to investigate the genes that control seed size and accumulation of storage compounds. Endosperm is important because of the high content of carbohydrates (starch) that normally account for 75% of total kernel weight. Five maize mutants with small seed phenotype were considered in this study: (a) *de18* and *de21* (*defective endosperm*) mapped on chromosome 10 and 5 respectively; (b) *rgf1* (*reduced grain filling*) mapped on chromosome 2; (c) *mn2* mapped on chromosome 7 and *mn6* (*miniature*) with no genetic information. The locus responsible for the *rgf1* phenotype was previously mapped in a region comprised between the gene *mn1* and the SSR marker bnlg1613. With the aim to fine mapping the *rgf1* locus, several new SSR markers have been developed based on the last version of maize genome. Five out of 25 SSR that had a clear polymorphic signal between Wild Type and the *rgf1* mutant were used to genotype a segregating F3 population.

Expression analysis of key genes involved in sucrose metabolism with qRT-PCR was made on mutant and wild type whole seeds at early stages of development: 8, 12 and 16 DAP. Four genes involved in the carbohydrate synthesis were studied at the transcript level, namely: invertase (*Incw2*) expressed in basal endosperm transfer layer (BETL) and involved in the transport of sucrose inside kernel and cleavage it in glucose and fructose; sucrose synthase (*Sus2*) that is a glycosyl transferase for sucrose breakdown; hexokinase (*Hxk2*) that is involved in hexose metabolism; *Bt2* gene that codes for a subunit of ADP-glucose pyrophosphorylase (*AGPase*) that catalyze the first step of starch biosynthesis.

Together with the analysis of sugar metabolism-related genes, levels of soluble carbohydrates (sucrose, glucose, fructose and starch) were measured at three stages of development in all the wild type tested.

Bernardi J., Pancini S., Battaglia R., Marocco A., *Auxin effects on maize seed transcriptome during the early stages of endosperm development*, In: 56th Annual Maize Genetics Conference. p. 73, Pechino, 13 marzo-16 dicembre 2014

ABSTRACT. In angiosperms, the endosperm is the primary nourishing tissue that provides nutrients for seed germination and in monocots it represents the main constituent of the seed. Cereal seed, and in particular maize seed, could be used as a model to study endosperm development. To discover the genes involved in early seed development we performed a time course experiment of the transcriptome of the maize endosperm at 8, 12 and 16 DAP. Endosperm transcript profiling was extended to a mutant impaired in auxin biosynthesis, *defective endosperm 18 (de18)*, to study the hormone-dependent transcriptional network and in particular the auxin effect on transcriptome.

RINGRAZIAMENTI

Un sentito ringraziamento è rivolto al professor Adriano Marocco che mi ha dato la possibilità di concludere il dottorato aiutandomi nella stesura finale della tesi.

Ringrazio tutto il Dipartimento di Scienze delle produzioni vegetali sostenibili, in particolare la Dott.ssa Jamila Bernardi per avermi sostenuta nei primi anni di dottorato, e la Dott.ssa Raffaella Battaglia per avermi seguita durante il mio periodo all'estero. Ringrazio la Dott.ssa Antonella La Montanara del CRA di Fiorenzuola per l'aiuto nell'elaborazione dei dati di RNA sequencing.

Ringrazio di cuore tutti i colleghi del XXVII ciclo del Dottorato Agrisystem. Sono nate stupende amicizie che vanno oltre l'ambito universitario.

Concludo i ringraziamenti a cui tengo maggiormente. Ringrazio mia mamma, mia zia e Roberto. Queste persone le ringrazio per avermi sostenuta e incoraggiata nei momenti più difficili, in particolare in questi ultimi due anni. E' nelle difficoltà che chi ti ama lotta insieme a te, senza lasciarti mai.

Ringrazio inoltre il presidente del Gruppo Imprese di Parma, il Dott. Michele Pignacca, e sua sorella Sara Pignacca, per avermi dato la possibilità di conciliare gli impegni dell'ultimo periodo del dottorato con quelli presso la loro azienda.

APPENDICE 1

Figura 2: B37 a 12 DAP contro B37 a 8 DAP, analisi AgriGO dei DEGs down regolati, classe dei *Biological process* (DEGs con FDR < 0.05 e Log 2 Fold Change $\geq |1|$).

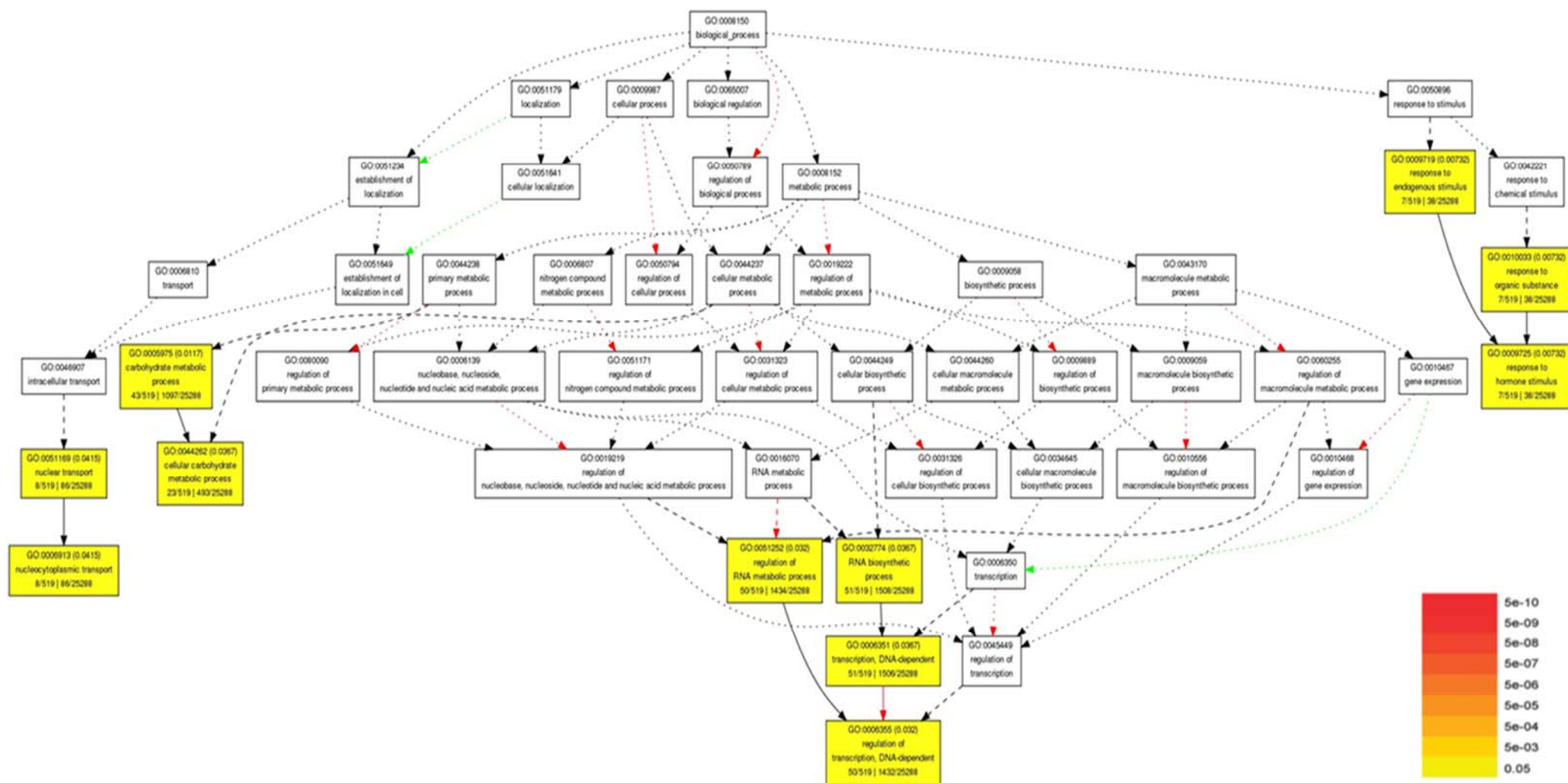


Figura 3: analisi AgriGO del confronto B37 a 12 DAP contro B37 a 8 DAP: (A) DEGs down regolati, classe dei *Molecular Function*; (B) DEGs up regolati, classe dei *Biological process*; (C) DEGs up regolati, classe dei *Molecular Function* (DEGs con FDR < 0.05 e Log 2 Fold Change ≥ |1|).

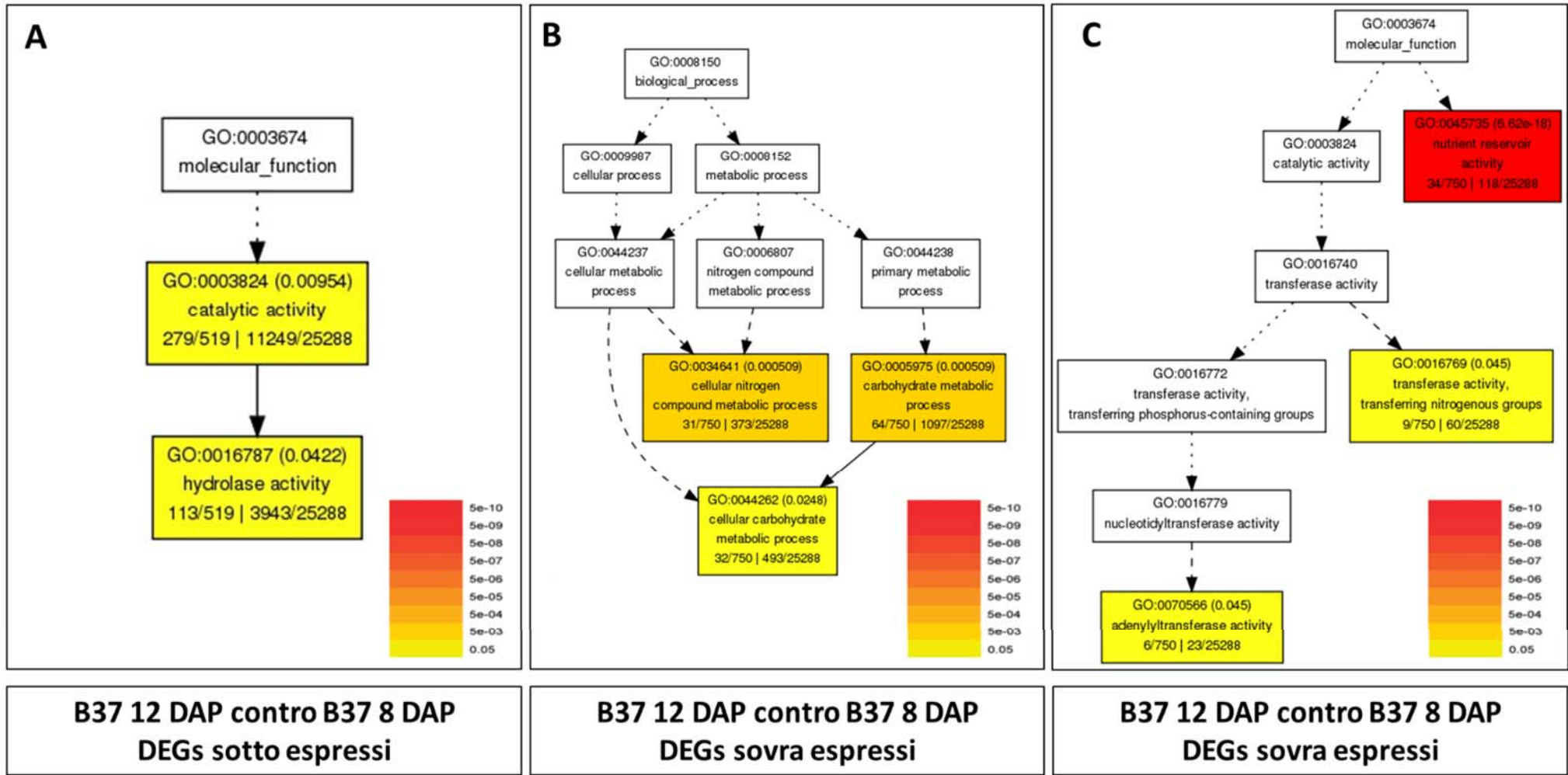


Figura 5: *de18* a 12 DAP contro *de18* a 8 DAP: analisi AgriGO dei DEGs down regolati, classe dei *Molecular Function* (DEGs con FDR < 0.05 e Log 2 Fold Change ≥ |1|)

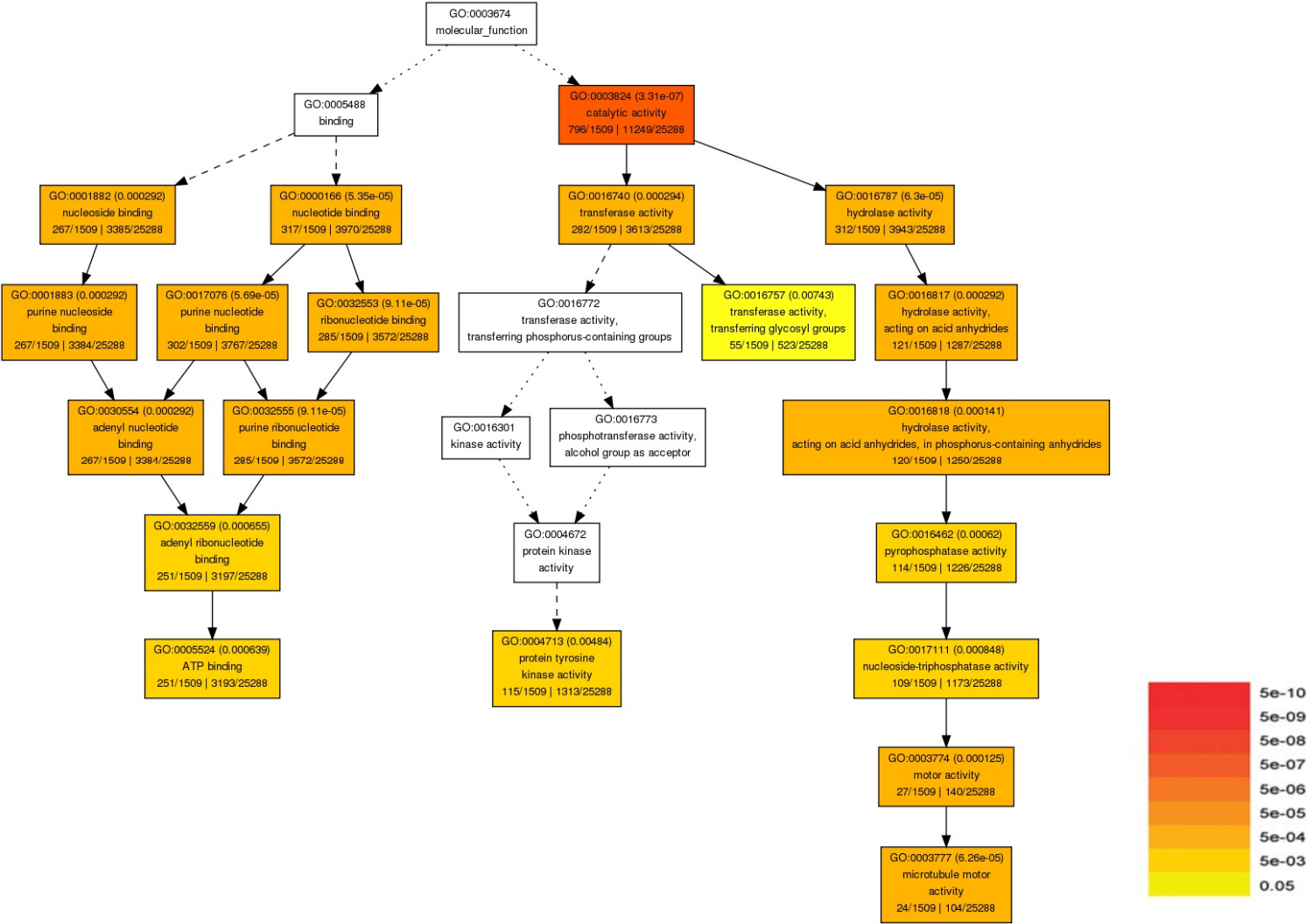
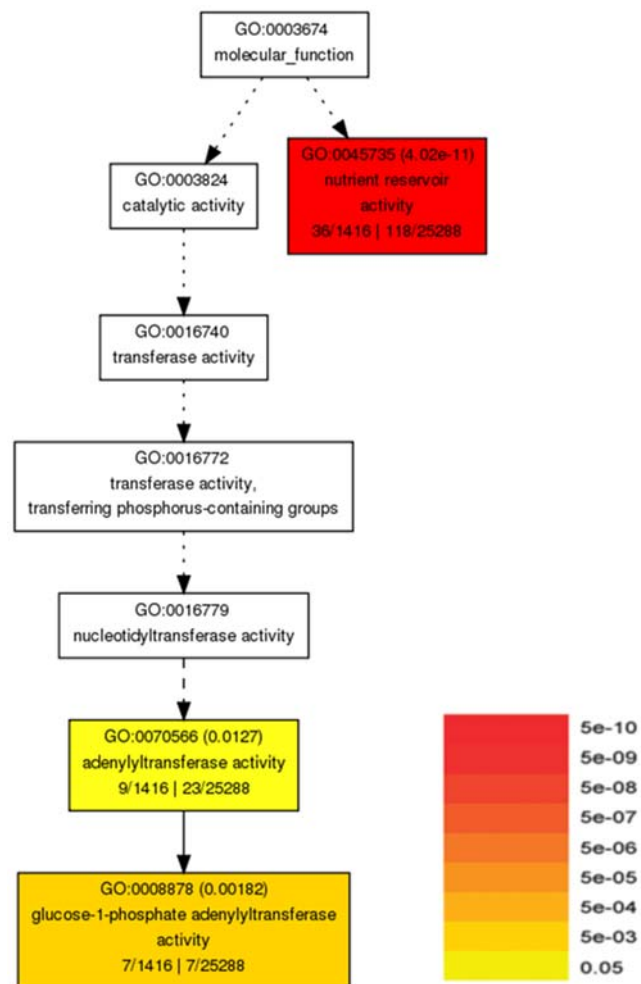


Figura 7: *de18* a 12 DAP contro *de18* a 8 DAP, analisi AgriGO dei DEGs up regolati, classe dei *Molecular Function* (DEGs con FDR < 0.05 e Log 2 Fold Change $\geq |1|$).



APPENDICE 2

DEGs di B37 rispetto de18 a 8 DAP; Log2 Fold Change≥ 4 , α minore o uguale di 0.05						
gene	Mean B37_8DAP	Mean de18_8DAP	log2 FoldChange	padj	DEG	Best Hit
GRMZM2G382534	252.01	0.23	-10.11	9.58022E-10	down	AT4G25700.1beta-hydroxylase 1,LOC_Os03g03370.1fatty acid hydroxylase, putative, expressed
GRMZM5G800276	380.86	1.57	-7.92	0.031764777	down	
GRMZM2G363530	44.84	0.22	-7.67	6.07615E-08	down	
GRMZM2G029039	86.05	0.67	-7.01	2.38158E-25	down	AT5G60570.1Galactose oxidase/kelch repeat superfamily protein,LOC_Os04g52830.1OsFBK15 - F- box domain and kelch repeat containing protein, expressed
GRMZM2G116704	115.23	0.91	-6.98	1.81339E-32	down	
GRMZM2G400382	23.11	0.22	-6.71	4.53382E-11	down	
GRMZM2G346693	190.05	1.82	-6.70	8.39552E-48	down	AT3G22200.2Pyridoxal phosphate (PLP)- dependent transferases superfamily protein,LOC_Os08g10510.1aminotransfera se, putative, expressed
GRMZM2G434753	20.23	0.22	-6.52	5.58163E-08	down	
GRMZM2G701784	95.81	1.12	-6.42	3.4103E-13	down	
GRMZM2G061941	19.09	0.23	-6.39	1.32131E-06	down	AT5G65170.1VQ motif-containing protein,LOC_Os02g51740.1VQ domain containing protein, putative, expressed
GRMZM2G018558	91.18	1.13	-6.33	1.43425E-11	down	AT4G30920.1Cytosol aminopeptidase family protein,LOC_Os02g55140.1leucine aminopeptidase, chloroplast precursor, putative, expressed
GRMZM2G321023	167.24	2.25	-6.22	2.46519E-42	down	AT5G22400.1Rho GTPase activating protein with PAK-box/P21-Rho-binding domain,LOC_Os11g05540.1rhoGAP domain containing protein, expressed
GRMZM2G099637	58.11	0.91	-5.99	2.51462E-08	down	
GRMZM2G074615	13.84	0.23	-5.92	0.000306278	down	
GRMZM2G076651	12.62	0.22	-5.84	0.001169843	down	
GRMZM2G459115	107.12	2.01	-5.73	1.16589E-28	down	
AC194974.3_FG005	35.86	0.68	-5.71	2.23731E-11	down	AT5G10530.1Concanavalin A-like lectin protein kinase family protein,LOC_Os08g03090.1lectin-like receptor kinase 1, putative, expressed
GRMZM2G012550	11.35	0.23	-5.64	8.91355E-05	down	AT5G08020.1RPA70-kDa subunit B,LOC_Os03g63870.1expressed protein
GRMZM5G895796	9.98	0.22	-5.50	0.001553157	down	
GRMZM2G057528	29.19	0.68	-5.43	0.000129714	down	
GRMZM2G010095	63.18	1.57	-5.33	3.558E-19	down	AT5G43230.1,LOC_Os12g13340.1expresse d protein
GRMZM5G806695	8.77	0.23	-5.26	0.039356276	down	
GRMZM5G804944	8.39	0.23	-5.20	0.024738096	down	
GRMZM2G103728	8.30	0.23	-5.19	0.007664811	down	
GRMZM5G872443	71.77	2.04	-5.14	4.29301E-21	down	AT3G51520.1diacylglycerol acyltransferase family,LOC_Os02g48350.1diacylglycerol O- acyltransferase, putative, expressed
GRMZM5G897265	23.82	0.68	-5.14	2.53788E-08	down	
GRMZM2G161180	7.92	0.23	-5.12	0.039953148	down	
GRMZM2G088397	241.36	6.97	-5.11	1.2394E-39	down	AT1G26160.1Metal-dependent phosphohydrolase,LOC_Os01g45390.2HD domain containing protein 2, putative, expressed
GRMZM5G867267	23.11	0.68	-5.09	4.3478E-07	down	

GRMZM5G832934	7.45	0.23	-5.03	0.033539532	down	
GRMZM5G864512	800.95	25.64	-4.97	4.11123E-33	down	
GRMZM2G067191	25.21	0.89	-4.83	7.61801E-06	down	
GRMZM2G086441	229.39	9.01	-4.67	2.35809E-13	down	AT1G74700.1tRNAse Z1,LOC_Os02g12290.1nuclear ribonuclease Z, putative, expressed
GRMZM2G357608	17.03	0.68	-4.65	0.016864366	down	
GRMZM2G590877	16.62	0.66	-4.65	2.72216E-05	down	
GRMZM2G382537	33.25	1.36	-4.61	0.002791728	down	AT2G46090.1Diacylglycerol kinase family protein,LOC_Os03g03400.1diacylglycerol kinase, putative, expressed
GRMZM2G157879	11.14	0.46	-4.61	0.001412912	down	
GRMZM5G880720	10.81	0.46	-4.57	0.000573753	down	
GRMZM2G515671	10.56	0.46	-4.53	0.015408453	down	
GRMZM2G377539	314.89	13.72	-4.52	9.57079E-42	down	,LOC_Os11g10670.1expressed protein
GRMZM2G170128	31.06	1.37	-4.50	3.50114E-12	down	AT3G21690.1MATE efflux family protein,LOC_Os03g37490.1MATE efflux family protein, putative, expressed
GRMZM2G423686	14.97	0.67	-4.49	0.003213337	down	
GRMZM2G057529	9.86	0.45	-4.46	0.005606663	down	AT2G33350.2CCT motif family protein,LOC_Os03g04620.2CCT motif family protein, expressed
GRMZM2G420448	47.71	2.25	-4.41	3.29296E-18	down	
GRMZM2G117291	22.81	1.14	-4.32	1.91607E-05	down	
GRMZM2G161726	13.12	0.68	-4.26	0.002208883	down	
GRMZM2G362949	8.54	0.46	-4.23	0.002083821	down	,LOC_Os01g03660.3MYB family transcription factor, putative, expressed
GRMZM2G071433	243.27	13.74	-4.15	4.12112E-42	down	AT1G04560.1AWPM-19-like family protein,LOC_Os10g32720.1AWPM-19-like membrane family protein, putative, expressed
GRMZM5G887750	11.77	0.68	-4.10	0.001057603	down	,LOC_Os12g39880.1expressed protein
AC217311.3_FG007	11.73	0.68	-4.10	0.00545895	down	
GRMZM2G043513	11.43	0.68	-4.08	0.042846873	down	
GRMZM2G157812	7.63	0.46	-4.06	0.015617128	down	AT5G54650.1formin homology5,LOC_Os07g36150.1formin-like protein 3 precursor, putative, expressed
GRMZM2G300672	22.08	1.35	-4.03	0.000211299	down	AT1G52950.1Nucleic acid-binding, OB-fold- like protein,LOC_Os01g73070.2expressed protein
GRMZM2G175414	1.69	27.20	4.01	4.90469E-11	up	
GRMZM2G071468	5.16	85.86	4.06	9.16071E-22	up	,LOC_Os03g62388.1expressed protein
GRMZM5G844315	1.78	30.65	4.11	0.004045001	up	
GRMZM2G456241	8.79	152.70	4.12	3.51696E-26	up	AT3G62240.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os05g19970.1ZOS5-06 - C2H2 zinc finger protein, expressed
GRMZM2G493312	1.75	32.45	4.21	4.64116E-10	up	
GRMZM2G154584	0.52	10.23	4.30	0.006603434	up	
GRMZM2G372938	1.90	37.82	4.31	6.46678E-13	up	
GRMZM2G084259	0.80	17.32	4.44	1.77746E-08	up	
GRMZM2G439866	0.53	11.50	4.44	0.00223669	up	AT2G36810.1ARM repeat superfamily protein,LOC_Os03g05330.1HEAT repeat family protein, putative, expressed
GRMZM5G889643	0.26	5.85	4.49	0.012306437	up	

GRMZM2G071977	0.26	5.86	4.49	0.010974302	up	AT5G56840.1myb-like transcription factor family protein,LOC_Os01g41900.1Myb transcription factor, putative, expressed
GRMZM2G478779	6.82	155.75	4.51	1.03583E-32	up	AT3G12110.1actin-11,LOC_Os03g50885.1actin, putative, expressed
GRMZM2G129146	3.83	88.10	4.53	2.07903E-25	up	AT5G10770.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os02g48900.1aspartic proteinase nepenthesin-1 precursor, putative, expressed
GRMZM2G170588	0.30	6.95	4.55	0.013401038	up	,
GRMZM2G539107	0.80	18.97	4.57	2.66639E-07	up	,
GRMZM2G122234	1.10	26.36	4.58	1.66564E-07	up	,
GRMZM2G024927	0.59	14.60	4.62	0.042846873	up	,
GRMZM2G350419	0.57	14.26	4.66	0.000180841	up	,
GRMZM2G052442	3.75	95.70	4.67	0.000316032	up	,LOC_Os09g12060.1expressed protein
GRMZM2G569390	6.93	178.68	4.69	2.36027E-19	up	AT4G12690.1Plant protein of unknown function (DUF868),LOC_Os02g10530.1expressed protein
GRMZM2G181419	1.78	49.00	4.78	0.001628368	up	
GRMZM2G396483	2.50	69.14	4.79	0.001032053	up	
GRMZM2G395534	0.83	22.93	4.79	1.87958E-09	up	
GRMZM2G443748	0.30	8.59	4.86	0.004833043	up	
GRMZM2G078189	0.57	18.28	5.01	5.08214E-07	up	
GRMZM2G122291	0.30	9.99	5.07	0.0003313	up	
GRMZM2G018586	11.99	408.45	5.09	1.38464E-53	up	AT1G09740.1Adenine nucleotide alpha hydrolases-like superfamily protein,LOC_Os02g52314.1BTB1 - Bric-a-Brac,Tramtrack, Broad Complex BTB domain, expressed
GRMZM2G054501	0.30	10.10	5.09	0.008961209	up	
GRMZM2G149386	0.27	9.67	5.17	0.000215871	up	
GRMZM2G375110	1.39	50.92	5.19	1.51943E-17	up	
GRMZM2G180898	5.68	212.53	5.23	2.34271E-10	up	
GRMZM2G062036	0.53	19.89	5.23	0.005061948	up	
GRMZM2G082296	1.62	61.91	5.26	6.79124E-05	up	AT3G52210.3S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferases superfamily protein,LOC_Os02g54000.1mRNA cap guanine-N7 methyltransferase 2, putative, expressed
GRMZM2G092619	0.27	11.25	5.38	0.000534291	up	
GRMZM2G579382	8.30	353.27	5.41	2.02069E-55	up	
GRMZM2G539054	0.56	23.96	5.43	3.19559E-08	up	
GRMZM2G180901	0.26	11.22	5.43	0.000912318	up	
GRMZM2G113537	0.86	37.16	5.43	1.62068E-06	up	
GRMZM2G097736	0.53	24.13	5.51	1.3648E-10	up	AT3G51010.1,LOC_Os05g03540.1expressed protein
GRMZM2G357379	0.27	12.41	5.53	0.000110464	up	
GRMZM2G169996	0.30	13.68	5.53	7.50573E-08	up	
GRMZM5G821482	0.82	38.42	5.55	4.43585E-09	up	
GRMZM2G579294	0.30	14.41	5.60	7.60413E-05	up	
GRMZM2G403021	0.30	14.88	5.65	4.40561E-07	up	
GRMZM2G102802	0.79	44.38	5.81	1.08238E-08	up	AT5G43150.1,LOC_Os03g10860.1expressed protein
GRMZM5G861959	0.57	33.37	5.88	6.57759E-12	up	AT1G80680.1SUPPRESSOR OF AUXIN RESISTANCE 3,LOC_Os03g07580.1OsNucAP1 - Putative Nucleoporin Autopeptidase homologue, expressed

GRMZM2G020288	0.27	16.54	5.94	6.87933E-08	up	AT2G35120.1Single hybrid motif superfamily protein,LOC_Os06g45670.1glycine cleavage system H protein, putative, expressed
GRMZM2G360097	0.27	17.25	6.00	0.000930369	up	,
GRMZM2G455476	1.90	143.32	6.23	2.52727E-25	up	AT2G37010.1non-intrinsic ABC protein 12,LOC_Os04g11820.1white-brown complex homolog protein, putative, expressed
GRMZM2G009917	0.27	22.00	6.35	6.15097E-06	up	
GRMZM2G467212	0.26	24.09	6.53	9.83238E-08	up	AT3G12110.1actin-11,LOC_Os05g36290.2actin, putative, expressed
GRMZM2G576804	0.56	54.36	6.61	3.02096E-22	up	
GRMZM5G851592	0.27	29.50	6.78	6.21247E-08	up	
GRMZM5G872700	0.27	29.83	6.79	0.002987911	up	
GRMZM2G068176	0.53	63.35	6.90	1.70311E-25	up	
GRMZM2G165381	0.30	36.70	6.95	8.63563E-10	up	
GRMZM2G116731	0.27	35.35	7.04	2.74283E-18	up	
GRMZM2G332405	0.30	40.47	7.09	0.040754461	up	
GRMZM2G390076	0.81	116.51	7.17	1.34368E-35	up	AT2G29400.1type one protein phosphatase 1,LOC_Os02g57450.1Ser/Thr protein phosphatase family protein, putative, expressed
AC213612.3_FG002	0.30	45.99	7.28	4.90687E-11	up	AT5G58420.1Ribosomal protein S4 (RPS4A) family protein,LOC_Os03g58130.1thioredoxin, putative, expressed
GRMZM2G172756	0.89	216.14	7.92	4.26284E-20	up	
GRMZM5G811002	0.26	91.68	8.46	3.51866E-29	up	
GRMZM2G024912	0.30	107.33	8.50	0.016447546	up	
GRMZM2G001657	0.30	114.23	8.59	0.020050497	up	
GRMZM2G068097	0.59	254.97	8.75	1.53029E-56	up	
AC195307.3_FG001	5.25	0.00	inf (-)	0.023014303	down	AT5G08020.1RPA70-kDa subunit B,LOC_Os01g73070.2expressed protein
AC197164.4_FG002	5.00	0.00	inf (-)	0.027342874	down	AT5G08020.1RPA70-kDa subunit B,LOC_Os03g63870.1expressed protein
AC210616.4_FG005	8.13	0.00	inf (-)	0.019996009	down	AT5G65100.1Ethylene insensitive 3 family protein,LOC_Os02g36510.1ethylene-insensitive 3, putative, expressed
AC217048.3_FG003	13.67	0.00	inf (-)	1.87952E-07	down	
GRMZM2G007134	11.62	0.00	inf (-)	4.08194E-05	down	AT3G13980.1,LOC_Os03g07920.1expressed protein
GRMZM2G015354	8.49	0.00	inf (-)	0.014751775	down	
GRMZM2G035454	10.12	0.00	inf (-)	0.00056738	down	
GRMZM2G036954	11.24	0.00	inf (-)	0.000224714	down	
GRMZM2G039948	90.93	0.00	inf (-)	3.63372E-35	down	
GRMZM2G041350	8.40	0.00	inf (-)	0.011942394	down	AT5G49010.2DNA replication protein-related,LOC_Os05g05150.1SLD5 - Putative GINS complex subunit, expressed
GRMZM2G047889	7.71	0.00	inf (-)	0.010642082	down	AT1G74250.1DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein,LOC_Os12g31840.1ZOS12-05 - C2H2 zinc finger protein, expressed
GRMZM2G049025	11.47	0.00	inf (-)	8.85844E-06	down	AT3G51260.120S proteasome alpha subunit PAD1,LOC_Os08g43540.1peptidase, T1 family, putative, expressed
GRMZM2G049083	48.48	0.00	inf (-)	1.35002E-21	down	

GRMZM2G064558	78.31	0.00	inf (-)	2.56545E-15	down	
GRMZM2G071840	164.58	0.00	inf (-)	1.85091E-51	down	
GRMZM2G082290	6.56	0.00	inf (-)	0.034489028	down	
GRMZM2G082522	24.57	0.00	inf (-)	0.007707899	down	AT1G21230.1wall associated kinase 5,LOC_Os01g20880.1OsWAK3 - OsWAK receptor-like cytoplasmic kinase OsWAK-RLCK, expressed
GRMZM2G082729	7.99	0.00	inf (-)	0.012336645	down	,
GRMZM2G086476	139.45	0.00	inf (-)	2.41104E-08	down	,
GRMZM2G094105	17.03	0.00	inf (-)	7.78522E-08	down	
GRMZM2G095822	10.84	0.00	inf (-)	0.004984902	down	AT1G28220.1purine permease 3,LOC_Os03g08880.1purine permease, putative, expressed
GRMZM2G098347	12.92	0.00	inf (-)	3.61697E-05	down	
GRMZM2G099669	69.60	0.00	inf (-)	6.43337E-29	down	
GRMZM2G103169	3.80	0.00	inf (-)	0.019574732	down	AT5G17820.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os10g41720.1peroxidase precursor, putative, expressed
GRMZM2G109638	9.20	0.00	inf (-)	0.000798842	down	
GRMZM2G121992	6.63	0.00	inf (-)	0.048039014	down	
GRMZM2G123320	11.76	0.00	inf (-)	7.37375E-05	down	
GRMZM2G126802	15.10	0.00	inf (-)	0.003596382	down	AT3G51380.1IQ-domain 20,LOC_Os03g04210.1IQ calmodulin-binding motif family protein, putative, expressed
GRMZM2G138560	43.29	0.00	inf (-)	9.62285E-18	down	
GRMZM2G151567	6.01	0.00	inf (-)	0.026683784	down	AT1G56145.2Leucine-rich repeat transmembrane protein kinase,LOC_Os08g10300.1SHR5-receptor-like kinase, putative, expressed
GRMZM2G152815	15.25	0.00	inf (-)	9.14817E-06	down	AT3G62240.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os05g19970.1ZOS5-06 - C2H2 zinc finger protein, expressed
GRMZM2G154942	23.07	0.00	inf (-)	1.16458E-09	down	
GRMZM2G164015	8.87	0.00	inf (-)	0.001296515	down	
GRMZM2G169277	11.71	0.00	inf (-)	1.88047E-05	down	
GRMZM2G175875	11.48	0.00	inf (-)	8.9321E-05	down	AT5G09770.1Ribosomal protein L17 family protein,LOC_Os01g62210.150S ribosomal protein L17, putative, expressed
GRMZM2G302883	7.45	0.00	inf (-)	0.010923538	down	AT1G74250.1DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein,LOC_Os12g31840.1ZOS12-05 - C2H2 zinc finger protein, expressed
GRMZM2G312386	8.66	0.00	inf (-)	0.0230979	down	
GRMZM2G330777	6.83	0.00	inf (-)	0.033539532	down	
GRMZM2G340965	8.31	0.00	inf (-)	0.00100765	down	
GRMZM2G396041	11.84	0.00	inf (-)	2.03608E-05	down	
GRMZM2G418575	12.68	0.00	inf (-)	6.09333E-05	down	,LOC_Os01g56820.1AGAP000951-PA, putative, expressed
GRMZM2G418605	33.61	0.00	inf (-)	9.76763E-14	down	
GRMZM2G500957	7.26	0.00	inf (-)	0.024207098	down	
GRMZM2G509046	26.30	0.00	inf (-)	5.33455E-10	down	
GRMZM2G513137	39.08	0.00	inf (-)	7.16126E-17	down	
GRMZM2G527023	8.93	0.00	inf (-)	0.007834169	down	
GRMZM2G553292	15.94	0.00	inf (-)	0.015546983	down	
GRMZM2G578208	46.56	0.00	inf (-)	1.8281E-13	down	
GRMZM2G701888	8.47	0.00	inf (-)	0.001454319	down	
GRMZM2G703783	6.92	0.00	inf (-)	0.016029947	down	
GRMZM5G807805	13.45	0.00	inf (-)	2.23758E-06	down	
GRMZM5G815090	166.65	0.00	inf (-)	6.89368E-52	down	
GRMZM5G820899	177.13	0.00	inf (-)	5.54762E-06	down	

GRMZM5G825316	13.01	0.00	inf (-)	7.10737E-06	down	
GRMZM5G841861	9.81	0.00	inf (-)	0.001119284	down	
GRMZM5G847330	10.45	0.00	inf (-)	3.61697E-05	down	
GRMZM5G847979	14.41	0.00	inf (-)	8.65116E-05	down	
GRMZM5G857968	10.65	0.00	inf (-)	0.001117155	down	
GRMZM5G858155	6.60	0.00	inf (-)	0.00788773	down	
GRMZM5G863600	25.86	0.00	inf (-)	3.58475E-11	down	
GRMZM5G866482	13.63	0.00	inf (-)	0.000151978	down	
GRMZM5G871423	27.73	0.00	inf (-)	7.11884E-12	down	
GRMZM5G878185	11.38	0.00	inf (-)	7.77602E-05	down	
GRMZM5G892408	5.96	0.00	inf (-)	0.010719046	down	
GRMZM5G892567	21.81	0.00	inf (-)	1.38026E-05	down	
AC191135.3_FG001	0.00	7.91	Inf (+)	0.001773219	up	
AC203971.3_FG005	0.00	30.26	Inf (+)	1.15025E-17	up	
AC209172.3_FG005	0.00	7.91	Inf (+)	0.020626593	up	
AC210727.4_FG002	0.00	156.64	Inf (+)	2.43369E-42	up	AT2G47210.1myb-like transcription factor family protein,LOC_Os05g46330.1MYB family transcription factor, putative, expressed
GRMZM2G005216	0.00	27.06	Inf (+)	4.40221E-15	up	AT3G60500.13'\-5'\-exoribonuclease family protein,LOC_Os02g34570.1exosome complex exonuclease, putative, expressed
GRMZM2G016931	0.00	6.75	Inf (+)	0.001914658	up	
GRMZM2G022368	0.00	27.74	Inf (+)	6.84419E-10	up	AT5G11970.1Protein of unknown function (DUF3511),LOC_Os01g38660.1expressed protein
GRMZM2G026364	0.00	35.06	Inf (+)	0.012689638	up	
GRMZM2G035726	0.00	18.25	Inf (+)	1.01876E-09	up	AT5G43060.1Granulin repeat cysteine protease family protein,LOC_Os04g57440.2oryzain beta chain precursor, putative, expressed
GRMZM2G037555	0.00	10.10	Inf (+)	0.000373206	up	
GRMZM2G039610	0.00	38.66	Inf (+)	2.96904E-16	up	AT3G52140.4tetra trico peptide repeat (TPR)-containing protein,LOC_Os02g48620.1tetra trico peptide repeat, putative, expressed
GRMZM2G040268	0.00	6.36	Inf (+)	0.00251966	up	,LOC_Os10g21860.1expressed protein
GRMZM2G047479	0.00	15.07	Inf (+)	4.63178E-07	up	AT5G19450.1calcium-dependent protein kinase 19,LOC_Os07g38120.1CAMK_CAMK_like.34 - CAMK includes calcium/calmodulin dependent protein kinases, expressed
GRMZM2G049966	0.00	9.74	Inf (+)	0.000358766	up	
GRMZM2G054397	0.00	5.63	Inf (+)	0.030202369	up	AT5G10260.1RAB GTPase homolog H1E,LOC_Os03g09140.1ras-related protein, putative, expressed
GRMZM2G056970	0.00	13.23	Inf (+)	0.000879131	up	
GRMZM2G058647	0.00	11.54	Inf (+)	0.004058716	up	
GRMZM2G061791	0.00	8.50	Inf (+)	0.019182081	up	
GRMZM2G062050	0.00	8.34	Inf (+)	0.003520668	up	
GRMZM2G064818	0.00	10.63	Inf (+)	0.002780608	up	AT5G50335.1,LOC_Os12g14220.1expressed protein
GRMZM2G066885	0.00	17.80	Inf (+)	3.32128E-06	up	AT4G25570.1Cytochrome b561/ferric reductase transmembrane protein family,LOC_Os02g42890.1cytochrome b561, putative, expressed
GRMZM2G071910	0.00	11.22	Inf (+)	0.000329538	up	
GRMZM2G078233	0.00	9.00	Inf (+)	0.00075861	up	
GRMZM2G092685	0.00	33.08	Inf (+)	5.74342E-11	up	

GRMZM2G094003	0.00	16.09	Inf (+)	4.62298E-10	up	
GRMZM2G100240	0.00	24.78	Inf (+)	8.24173E-08	up	
GRMZM2G104772	0.00	38.96	Inf (+)	7.83381E-15	up	
GRMZM2G109485	0.00	5.25	Inf (+)	0.019693046	up	
GRMZM2G110403	0.00	5.20	Inf (+)	0.029884441	up	
GRMZM2G123390	0.00	161.66	Inf (+)	8.51815E-39	up	
GRMZM2G126220	0.00	112.45	Inf (+)	6.33136E-05	up	
GRMZM2G129597	0.00	3.42	Inf (+)	0.042488513	up	
GRMZM2G131766	0.00	14.00	Inf (+)	0.001428585	up	
GRMZM2G149236	0.00	28.44	Inf (+)	2.29311E-16	up	
GRMZM2G151113	0.00	18.24	Inf (+)	0.042737899	up	
GRMZM2G157078	0.00	11.05	Inf (+)	0.000131801	up	
GRMZM2G157448	0.00	9.66	Inf (+)	0.012689638	up	AT3G08780.2,LOC_Os07g35600.1expressed protein
GRMZM2G159739	0.00	5.17	Inf (+)	0.036101184	up	
GRMZM2G167308	0.00	35.61	Inf (+)	1.07624E-17	up	
GRMZM2G167552	0.00	7.41	Inf (+)	0.018155418	up	
GRMZM2G169919	0.00	10.26	Inf (+)	0.000284641	up	
GRMZM2G173049	0.00	50.41	Inf (+)	6.91465E-17	up	
GRMZM2G177862	0.00	19.06	Inf (+)	0.00023846	up	AT5G07090.2Ribosomal protein S4 (RPS4A) family protein,LOC_Os02g01560.140S ribosomal protein S4, putative, expressed
GRMZM2G180408	0.00	52.81	Inf (+)	1.53124E-19	up	
GRMZM2G181354	0.00	30.79	Inf (+)	1.50607E-12	up	AT2G19580.1tetraspanin2,LOC_Os06g37510.1tetraspanin family protein, putative, expressed
GRMZM2G305167	0.00	89.14	Inf (+)	6.05865E-35	up	AT5G02120.1one helix protein,LOC_Os05g22730.1expressed protein
GRMZM2G308477	0.00	76.53	Inf (+)	9.52838E-31	up	
GRMZM2G317455	0.00	44.22	Inf (+)	2.38702E-15	up	
GRMZM2G339162	0.00	21.81	Inf (+)	8.52426E-09	up	
GRMZM2G339180	0.00	11.48	Inf (+)	0.000236881	up	
GRMZM2G359438	0.00	25.86	Inf (+)	5.02031E-11	up	
GRMZM2G360501	0.00	71.99	Inf (+)	2.89305E-25	up	
GRMZM2G369071	0.00	10.80	Inf (+)	0.010530345	up	
GRMZM2G380152	0.00	24.32	Inf (+)	3.63264E-08	up	AT3G04770.240s ribosomal protein SA B,LOC_Os03g08440.1ribosomal protein S2, putative, expressed
GRMZM2G387199	0.00	3.19	Inf (+)	0.049798792	up	
GRMZM2G392716	0.00	34.63	Inf (+)	1.45935E-16	up	
GRMZM2G396171	0.00	11.28	Inf (+)	4.96011E-06	up	
GRMZM2G422539	0.00	13.61	Inf (+)	5.02545E-06	up	AT4G01320.1Peptidase family M48 family protein,LOC_Os02g45650.1peptidase, putative, expressed
GRMZM2G425583	0.00	10.40	Inf (+)	0.000307043	up	
GRMZM2G425594	0.00	6.35	Inf (+)	0.01742867	up	
GRMZM2G436739	0.00	14.62	Inf (+)	0.007673136	up	
GRMZM2G436742	0.00	15.96	Inf (+)	0.003928484	up	AT5G50380.1exocyst subunit exo70 family protein F1,LOC_Os07g10910.1ATEXO70F1, putative, expressed
GRMZM2G473172	0.00	13.00	Inf (+)	2.32388E-07	up	
GRMZM2G475197	0.00	15.30	Inf (+)	0.000508806	up	AT1G21240.1wall associated kinase 3,LOC_Os02g56630.1OsWAK24 - OsWAK receptor-like protein kinase, expressed
GRMZM2G479967	0.00	22.93	Inf (+)	9.6735E-08	up	AT1G63220.2Calcium-dependent lipid-binding (CaLB domain) family protein,LOC_Os01g73070.2expressed protein
GRMZM2G482741	0.00	5.19	Inf (+)	0.009554124	up	
GRMZM2G486566	0.00	47.21	Inf (+)	6.07029E-23	up	
GRMZM2G487933	0.00	7.23	Inf (+)	0.003535486	up	

GRMZM2G514583	0.00	7.63	Inf (+)	0.004111929	up	
GRMZM2G528146	0.00	5.82	Inf (+)	0.010054841	up	
GRMZM2G539835	0.00	12.83	Inf (+)	2.78248E-05	up	
GRMZM2G543060	0.00	6.31	Inf (+)	0.025821301	up	
GRMZM2G544469	0.00	27.88	Inf (+)	3.06457E-14	up	
GRMZM2G570674	0.00	10.13	Inf (+)	2.45986E-05	up	
GRMZM2G591165	0.00	27.06	Inf (+)	4.80737E-06	up	
GRMZM2G700063	0.00	32.54	Inf (+)	6.18455E-16	up	
GRMZM5G802174	0.00	10.29	Inf (+)	1.44189E-06	up	
GRMZM5G807957	0.00	19.63	Inf (+)	6.00214E-10	up	
GRMZM5G810350	0.00	26.02	Inf (+)	3.38892E-09	up	
GRMZM5G811268	0.00	17.65	Inf (+)	1.54374E-10	up	
GRMZM5G823248	0.00	17.86	Inf (+)	1.31596E-06	up	
GRMZM5G828633	0.00	6.53	Inf (+)	0.003928484	up	
GRMZM5G832710	0.00	39.74	Inf (+)	1.19275E-18	up	
GRMZM5G846451	0.00	41.04	Inf (+)	4.68616E-05	up	
GRMZM5G866131	0.00	6.77	Inf (+)	0.043928728	up	
GRMZM5G868324	0.00	12.71	Inf (+)	0.000112993	up	AT1G40087.1Plant transposase (PttA/En/Spm family),LOC_Os05g11260.2expressed protein
GRMZM5G874384	0.00	15.47	Inf (+)	7.82856E-07	up	
GRMZM5G880317	0.00	7.38	Inf (+)	0.001414411	up	

DEGs B37 rispetto de18 a 12 DAP; Log2 Fold Change≥ 4 , α minore o uguale di 0.05						
gene	Mean B37_12DAP	Mean de18_12DAP	log2 FoldChange	padj	DEG	BestHit
GRMZM2G469380	10910.43	1.21	-13.14	1.53E-18	down	AT2G39050.1hydroxyproline-rich glycoprotein family protein,LOC_Os07g48490.2stress responsive protein
GRMZM2G459115	153.34	0.64	-7.91	8.08E-35	down	
GRMZM5G826666	121.23	0.64	-7.57	6.35E-17	down	
GRMZM2G099637	50.75	0.35	-7.19	1.71E-08	down	
GRMZM2G175207	143.98	1.04	-7.11	9.75E-11	down	
GRMZM2G064910	37.87	0.29	-7.04	6.40E-08	down	
GRMZM2G088397	207.92	1.91	-6.77	4.78E-43	down	AT1G26160.1Metal-dependent phosphohydrolase,LOC_Os01g45390.2HD domain containing protein 2
GRMZM2G047129	30.15	0.29	-6.71	0.008604333	down	AT1G28600.1GDSL-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os01g42730.1GDSL-like lipase/acylhydrolase
GRMZM2G382345	25.21	0.29	-6.45	2.41E-08	down	AT1G12060.1BCL-2-associated athanogene 5,LOC_Os02g48780.1IQ calmodulin-binding and BAG domain containing protein
GRMZM2G046679	593.15	7.19	-6.37	3.21E-25	down	AT2G29560.1cytosolic enolase,LOC_Os03g15950.1enolase
GRMZM2G321023	159.69	2.03	-6.30	3.00E-37	down	AT5G22400.1Rho GTPase activating protein with PAK-box/P21-Rho-binding domain,LOC_Os11g05540.1rhoGAP domain containing protein
GRMZM5G864512	801.68	11.74	-6.09	3.08E-41	down	
GRMZM2G377539	312.13	4.64	-6.07	5.67E-52	down	,LOC_Os11g10670.1expressed protein
GRMZM2G175165	242.48	3.88	-5.97	6.29E-11	down	,ChrUn.fgenes.h.mRNA.41hypothetical protein
GRMZM2G108135	17.45	0.29	-5.92	2.17E-05	down	AT1G48320.1Thioesterase superfamily protein,LOC_Os03g48480.1thioesterase family protein
GRMZM2G112792	38.35	0.63	-5.92	0.034247776	down	AT2G46750.1D-arabinono-1,4-lactone oxidase family proteinLOC_Os08g02230.1
GRMZM2G046382	603.09	10.32	-5.87	5.42E-21	down	AT1G53540.1HSP20-like chaperones superfamily protein,LOC_Os03g15960.1hsp20/alpha crystallin family protein
GRMZM2G103972	14.47	0.29	-5.65	0.002360906	down	AT1G02730.1cellulose synthase-like D5,LOC_Os07g36690.1CSLF2 - cellulose synthase-like family F
GRMZM2G153985	13.73	0.29	-5.57	0.000293722	down	
GRMZM5G872443	72.91	1.56	-5.54	1.54E-19	down	AT3G51520.1diacylglycerol acyltransferase family,LOC_Os02g48350.1diacylglycerol O-acyltransferase
GRMZM2G420812	12.95	0.29	-5.49	0.003243811	down	AT4G34770.1SAUR-like auxin-responsive protein family ,LOC_Os08g02520.1OsSAUR31 - Auxin-responsive SAUR gene family member
GRMZM2G077895	24.55	0.58	-5.41	5.81E-07	down	AT4G16146.1cAMP-regulated phosphoprotein 19-related protein,LOC_Os03g19220.2expressed protein
GRMZM2G133382	354.00	8.32	-5.41	4.03E-10	down	

AC206634.3_FG004	37.67	0.92	-5.35	1.61E-11	down	AT5G47200.1RAB GTPase homolog 1A,LOC_Os01g08450.1ras-related protein
GRMZM2G127072	36.20	0.98	-5.21	3.78E-07	down	AT4G38400.1expansin-like A2,LOC_Os03g04020.1expansin precursor
GRMZM2G068701	48.74	1.33	-5.19	9.78E-09	down	AT4G37390.1Auxin-responsive GH3 family protein,LOC_Os07g40290.1OsGH3.8 - Probable indole-3-acetic acid-amido synthetase
AC194298.3_FG005	58.75	1.62	-5.18	0.014532814	down	
GRMZM5G898364	35.74	0.99	-5.18	7.00E-09	down	
AC194974.3_FG005	20.47	0.58	-5.15	1.13E-06	down	AT5G10530.1Concanavalin A-like lectin protein kinase family protein,LOC_Os08g03090.1lectin-like receptor kinase 1
GRMZM2G149899	90.27	2.54	-5.15	0.005284935	down	
GRMZM2G121700	58.28	1.69	-5.11	3.79E-18	down	AT1G14130.12-oxoglutarate (2OG) and Fe(II)-dependent oxygenase superfamily protein,LOC_Os04g39980.1gibberellin 20 oxidase 2
GRMZM2G013481	9.67	0.29	-5.07	0.000252582	down	AT4G12840.2Protein of unknown function (DUF707),LOC_Os01g69050.1lysine ketoglutarate reductase trans-splicing related 1
GRMZM5G869563	21.14	0.63	-5.06	2.54E-05	down	
GRMZM2G126096	11.50	0.35	-5.04	0.0006323	down	,LOC_Os02g14500.1expressed protein
AC198743.3_FG008	9.38	0.29	-5.02	0.015811954	down	AT2G27800.1Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein,LOC_Os01g54380.1PPR repeat domain containing protein
GRMZM2G060183	33.55	1.04	-5.01	1.27E-09	down	AT3G18830.1polyol/monosaccharide transporter 5,LOC_Os12g32940.1transporter family protein
AC209356.4_FG001	29.51	0.93	-4.99	0.000176016	down	
GRMZM2G434753	22.14	0.70	-4.99	2.80E-06	down	
GRMZM2G177984	9.04	0.29	-4.97	0.003356998	down	
AC205006.3_FG010	9.03	0.29	-4.97	0.01102055	down	
GRMZM2G152815	8.81	0.29	-4.93	0.007708089	down	AT3G62240.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os05g19970.1ZOS5-06 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM5G815665	38.82	1.33	-4.87	0.000484355	down	AT3G55700.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os07g13810.1cytokinin-N-glucosyltransferase 1
GRMZM2G179432	76.24	2.68	-4.83	0.003681437	down	AT5G02230.1Haloacid dehalogenase-like hydrolase (HAD) superfamily protein,LOC_Os03g16670.1haloacid dehalogenase-like hydrolase family protein
GRMZM2G020657	9.79	0.35	-4.82	0.003439055	down	AT5G50260.1Cysteine proteinases superfamily protein,LOC_Os11g14900.1thiol protease SEN102 precursor
GRMZM2G346636	9.65	0.35	-4.78	0.006556223	down	
GRMZM2G097929	46.02	1.68	-4.78	5.99E-12	down	AT4G15900.1pleiotropic regulatory locus 1,LOC_Os03g21990.1WD domain

GRMZM2G342856	17.04	0.63	-4.75	0.002340571	down	AT2G32030.1Acyl-CoA N-acyltransferases (NAT) superfamily protein,LOC_Os03g58010.1acetyltransferase
GRMZM2G005006	7.69	0.29	-4.74	0.013807782	down	
GRMZM2G887468	8.96	0.35	-4.69	0.003006717	down	
GRMZM2G067463	8.97	0.35	-4.68	0.011518586	down	AT5G25190.1Integrase-type DNA-binding superfamily protein,LOC_Os04g56150.1AP2 domain containing protein
GRMZM2G086604	32.54	1.27	-4.68	4.37E-06	down	AT2G28370.1Uncharacterised protein family (UPF0497),LOC_Os03g10870.1membrane associated DUF588 domain containing protein
GRMZM2G103728	8.95	0.35	-4.68	0.010342109	down	
GRMZM2G382344	32.34	1.27	-4.67	1.16E-08	down	
GRMZM2G006727	17.16	0.70	-4.61	0.000634382	down	AT4G16270.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os04g04750.1peroxidase precursor
GRMZM2G010095	54.76	2.26	-4.60	1.05E-13	down	AT5G43230.1,LOC_Os12g13340.1expressed protein
GRMZM2G353652	6.83	0.29	-4.57	0.031982842	down	
GRMZM2G027797	6.81	0.29	-4.56	0.033433059	down	AT3G27640.1Transducin/WD40 repeat-like superfamily protein,LOC_Os03g49200.1WD domain
GRMZM2G069503	6.81	0.29	-4.56	0.043043841	down	AT5G45910.1GDSL-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os05g43100.1GDSL-like lipase/acylhydrolase
GRMZM2G500099	6.80	0.29	-4.56	0.044519134	down	
GRMZM2G069698	125.10	5.38	-4.54	0.00032085	down	
GRMZM2G368827	29.63	1.28	-4.54	0.003883032	down	AT5G13170.1senescence-associated gene 29,LOC_Os08g42350.1nodulin MtN3 family protein
GRMZM2G102161	6.51	0.29	-4.50	0.043477108	down	AT1G24260.2K-box region and MADS-box transcription factor family protein ,LOC_Os03g11614.1OsMADS1 - MADS-box family gene with MIKCC type-box
GRMZM2G030465	7.72	0.35	-4.48	0.01466272	down	AT2G33310.2auxin-induced protein 13,LOC_Os02g56120.1OsIAA9 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G057546	7.72	0.35	-4.46	0.02390604	down	
GRMZM2G072557	7.55	0.35	-4.44	0.010323275	down	
GRMZM2G405519	41.31	1.91	-4.44	0.038443202	down	
GRMZM2G034709	7.57	0.35	-4.43	0.003851214	down	AT1G03140.1splicing factor Prp18 family protein,LOC_Os07g38420.1pre-mRNA-splicing factor
GRMZM2G007134	13.67	0.64	-4.42	0.001607069	down	AT3G13980.1,LOC_Os03g07920.1expressed protein
GRMZM2G035454	7.47	0.35	-4.41	0.025672462	down	
GRMZM2G357112	20.78	0.99	-4.40	0.006105599	down	AT2G35980.1Late embryogenesis abundant (LEA) hydroxyproline-rich glycoprotein family,LOC_Os07g14700.1harpin-induced protein 1 domain containing protein

GRMZM2G017802	27.65	1.33	-4.38	1.09E-07	down	AT3G23160.1Protein of unknown function (DUF668),LOC_Os04g08764.1avr9/Cf-9 rapidly elicited protein 137
GRMZM2G100313	11.96	0.58	-4.37	0.004600725	down	,LOC_Os08g34510.1expressed protein
GRMZM2G132273	20.13	0.99	-4.35	0.000212587	down	AT1G58170.1Disease resistance-responsive (dirigent-like protein) family protein,LOC_Os12g07580.1dirigent
GRMZM2G083915	12.84	0.63	-4.34	0.001071664	down	
GRMZM2G387603	26.77	1.34	-4.33	0.00012602	down	,LOC_Os05g46420.1expressed protein
GRMZM2G053338	72.90	3.65	-4.32	0.002638658	down	AT4G37390.1Auxin-responsive GH3 family protein,LOC_Os07g40290.1OsGH3.8 - Probable indole-3-acetic acid-amido synthetase
GRMZM2G174739	6.79	0.35	-4.29	0.012666975	down	AT5G65090.1DNase I-like superfamily protein,LOC_Os05g41000.1endonuclease/exonuclease/phosphatase family domain containing protein
GRMZM2G136513	63.17	3.29	-4.26	1.29E-10	down	AT4G26090.1NB-ARC domain-containing disease resistance protein,LOC_Os03g14900.1NB-ARC/LRR disease resistance protein
GRMZM2G057713	34.22	1.85	-4.21	0.009260493	down	
GRMZM5G867267	15.80	0.86	-4.19	0.000291601	down	
GRMZM5G801624	18.95	1.04	-4.19	0.001159899	down	
GRMZM2G000158	11.57	0.63	-4.19	0.034242352	down	AT3G23030.1indole-3-acetic acid inducible 2,LOC_Os06g07040.1OsIAA20 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G167733	48.49	2.67	-4.18	0.000274281	down	AT1G23340.1Protein of Unknown Function (DUF239),LOC_Os06g45920.1zMEBE-1 protein
GRMZM2G101584	86.91	4.81	-4.18	0.005477953	down	AT2G02100.1low-molecular-weight cysteine-rich 69,
GRMZM2G315506	11.42	0.64	-4.16	0.012855802	down	AT4G17695.1Homeodomain-like superfamily protein,LOC_Os08g06370.1MYB family transcription factor
GRMZM5G815477	124.99	7.06	-4.15	0.000889463	down	
GRMZM2G039996	12.27	0.70	-4.14	0.00617567	down	AT1G15820.1light harvesting complex photosystem II subunit 6,LOC_Os04g38410.1chlorophyll A-B binding protein
GRMZM2G003984	33.58	1.91	-4.14	0.031951984	down	AT5G26860.1lon protease 1,LOC_Os07g48960.1OsLonP3 - Putative Lon protease homologue
GRMZM2G378106	244.60	14.27	-4.10	0.000115181	down	AT2G14960.1Auxin-responsive GH3 family protein,LOC_Os07g40290.1OsGH3.8 - Probable indole-3-acetic acid-amido synthetase
GRMZM2G061941	103.61	6.09	-4.09	5.46E-07	down	AT5G65170.1VQ motif-containing protein,LOC_Os02g51740.1VQ domain containing protein
GRMZM2G063897	32.61	1.97	-4.05	8.66E-08	down	AT2G28250.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os02g02040.4protein kinase

GRMZM2G300672	27.27	1.68	-4.02	0.000121608	down	AT1G52950.1Nucleic acid-binding, OB-fold-like proteinLOC_Os01g73070.2
GRMZM2G311290	16.95	1.04	-4.02	0.036150303	down	
GRMZM2G133731	15.86	0.99	-4.01	8.92E-05	down	
GRMZM2G147014	88.91	5.56	-4.00	9.99E-06	down	AT1G20440.1cold-regulated 47,LOC_Os02g44870.1dehydrin
GRMZM2G451224	1.53	24.48	4.00	1.81E-07	up	AT1G52230.1photosystem I subunit H2,LOC_Os05g48630.2expressed protein
GRMZM5G869997	1.21	19.74	4.03	8.06E-06	up	
GRMZM2G020277	2.17	35.40	4.03	2.00E-10	up	
GRMZM2G060311	3.67	60.29	4.04	0.00095117	up	AT4G28088.1Low temperature and salt responsive protein family,LOC_Os06g44220.1OsRC12-9 - Putative low temperature and salt responsive protein
GRMZM2G056799	2.18	35.84	4.04	1.34E-08	up	
GRMZM2G178176	1.23	20.35	4.05	6.53E-05	up	
GRMZM2G357834	2.46	40.87	4.05	3.79E-06	up	AT5G01740.1Nuclear transport factor 2 (NTF2) family protein,LOC_Os05g27580.1wound-induced protein W112
GRMZM2G096231	2.16	35.92	4.05	1.22E-07	up	AT5G39990.1Core-2/I-branching beta-1,6-N-acetylglucosaminyltransferase family proteinLOC_Os03g16890.1
GRMZM2G166548	16.50	274.76	4.06	0.010783982	up	AT3G07350.1Protein of unknown function (DUF506) ,LOC_Os01g68650.1plant-specific domain TIGR01615 family protein
GRMZM2G424112	0.95	15.93	4.06	0.000324898	up	AT4G25433.1peptidoglycan-binding LysM domain-containing protein,LOC_Os04g48380.1lysM domain containing protein
GRMZM2G079034	1.25	21.08	4.07	0.025702148	up	AT2G46630.1,LOC_Os01g01680.1expressed protein
GRMZM2G071977	1.23	20.86	4.08	7.88E-06	up	AT5G56840.1myb-like transcription factor family protein,LOC_Os01g41900.1Myb transcription factor
GRMZM2G018193	0.62	10.57	4.10	0.006727018	up	
GRMZM2G125023	3.08	53.47	4.12	1.68E-07	up	AT5G47450.1tonoplast intrinsic protein 2,3LOC_Os02g44080.1
GRMZM2G141320	42.21	738.26	4.13	1.03E-08	up	AT2G11810.1monogalactosyldiacylglycerol synthase type C,LOC_Os08g20420.1MGD2
GRMZM2G137108	1.53	28.11	4.20	9.10E-05	up	AT5G37820.1NOD26-like intrinsic protein 4,2LOC_Os06g12310.1
AC216264.3_FG001	0.60	11.03	4.21	0.003019289	up	AT2G22990.5sinapoylglucose 1,LOC_Os11g42390.1OsSCP64 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G434935	0.32	5.98	4.23	0.043302485	up	AT2G24550.1,LOC_Os09g32330.1expressed protein
GRMZM5G873767	0.61	11.78	4.26	0.006556223	up	AT5G45910.1GDSL-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os06g06260.1GDSL-like lipase/acylhydrolase
GRMZM2G105362	0.93	17.91	4.26	0.000327048	up	AT2G06925.1Phospholipase A2 family protein,LOC_Os03g50030.1phospholipase A2
GRMZM2G048782	5.50	106.84	4.28	5.32E-10	up	
GRMZM2G379217	0.64	12.45	4.29	0.000671864	up	

GRMZM2G429128	1.59	31.21	4.30	3.12E-05	up	AT5G14280.1DNA-binding storekeeper protein-related,LOC_Os05g23700.1DNA-binding storekeeper protein-related
GRMZM2G357379	0.64	12.66	4.32	0.000445158	up	
GRMZM2G166976	15.83	317.49	4.33	2.26E-08	up	AT1G63010.2Major Facilitator Superfamily with SPX (SYG1/Pho81/XPR1) domain-containing protein,LOC_Os02g45520.1uncharacterized membrane protein
AF546187.1_FG009	31.83	650.39	4.35	1.68E-15	up	AT4G02550.3,LOC_Os03g53590.1expressed protein
GRMZM2G415208	0.93	19.85	4.41	0.007164455	up	
GRMZM5G836174	94.18	2020.13	4.42	2.70E-19	up	AT1G73010.1phosphate starvation-induced gene 2,LOC_Os01g52230.1phosphoethanolamine/phosphocholine phosphatase
GRMZM2G156333	0.32	7.01	4.46	0.017429746	up	AT3G57290.1eukaryotic translation initiation factor 3E,LOC_Os07g07250.1eukaryotic translation initiation factor 3 subunit E
AC199900.4_FG001	0.30	6.61	4.47	0.039342544	up	
GRMZM2G555917	0.30	6.72	4.49	0.029557859	up	
GRMZM2G071021	2.80	63.59	4.51	2.11E-11	up	AT3G24503.1aldehyde dehydrogenase 2C4,LOC_Os01g40860.1aldehyde dehydrogenase
GRMZM2G032095	0.61	14.32	4.54	0.006098173	up	AT4G34510.13-ketoacyl-CoA synthase 17,LOC_Os09g19650.13-ketoacyl-CoA synthase precursor
GRMZM2G396878	0.93	22.02	4.56	2.09E-06	up	
GRMZM2G018586	19.92	470.53	4.56	1.93E-47	up	AT1G09740.1Adenine nucleotide alpha hydrolases-like superfamily protein,LOC_Os02g52314.1BTB1 - Bric-a-Brac
GRMZM2G159119	4.10	97.36	4.57	0.000414641	up	AT1G68670.1myb-like transcription factor family protein,LOC_Os02g22020.1MYB family transcription factor
GRMZM2G368985	0.95	22.78	4.58	3.02E-06	up	
GRMZM2G043071	0.32	7.66	4.59	0.016051961	up	
GRMZM2G420001	0.93	22.70	4.60	1.11E-05	up	
GRMZM2G086179	3.07	75.12	4.61	0.001557874	up	
GRMZM2G071468	5.65	138.87	4.62	4.59E-29	up	,LOC_Os03g62388.1expressed protein
AC208724.3_FG001	0.61	15.12	4.62	0.00536536	up	
GRMZM2G112377	0.95	23.44	4.62	0.00144616	up	AT3G54700.1phosphate transporter 1,7LOC_Os08g45000.1
GRMZM2G095314	2.44	61.76	4.66	5.44E-14	up	
GRMZM2G175428	0.30	7.55	4.66	0.016769128	up	
GRMZM2G140041	1.55	40.13	4.70	0.00095117	up	,LOC_Os09g20400.1expressed protein
GRMZM5G828488	25.57	669.90	4.71	2.28E-16	up	AT2G45130.1SPX domain gene 3,LOC_Os03g29250.1SPX domain-containing protein
AC193592.3_FG006	0.32	8.40	4.73	0.048330848	up	
GRMZM5G832939	5.88	156.80	4.74	3.70E-18	up	AT5G20790.1,LOC_Os09g26670.1expressed protein
GRMZM2G304442	0.32	8.51	4.74	0.038059823	up	AT3G09590.1CAP (Cysteine-rich secretory proteins, Antigen 5 and Pathogenesis-related 1 protein) superfamily protein
GRMZM2G073134	0.95	25.53	4.74	2.19E-08	up	

GRMZM5G865943	0.30	7.99	4.75	0.004050822	up	AT4G35790.2phospholipase D delta,LOC_Os09g37100.1phospholipase D
GRMZM2G124797	4.35	117.13	4.75	3.27E-19	up	
GRMZM2G372938	3.48	93.98	4.76	2.40E-20	up	
GRMZM5G815584	10.03	272.39	4.76	6.31E-06	up	
GRMZM2G478779	6.87	186.77	4.77	3.23E-35	up	AT3G12110.1actin- 11,LOC_Os03g50885.1actin
GRMZM2G086932	0.93	25.87	4.79	1.32E-08	up	
GRMZM5G838435	0.64	17.79	4.81	0.000296989	up	AT4G02340.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os05g19150.1hydrolase
GRMZM2G093346	2.78	79.49	4.84	1.73E-06	up	AT1G07890.1ascorbate peroxidase 1,LOC_Os03g17690.1OsAPx1 - Cytosolic Ascorbate Peroxidase encoding gene 1-8
GRMZM2G443748	0.32	9.07	4.84	0.002585494	up	
GRMZM5G828311	0.30	8.87	4.90	0.004392076	up	
GRMZM5G855743	0.32	9.99	4.98	0.000504374	up	
GRMZM2G054591	1.87	61.53	5.04	0.019623495	up	,LOC_Os04g45600.1NDH-M H PLASTOQUINONE DEHY
GRMZM2G422539	0.32	10.47	5.05	0.00044808	up	AT4G01320.1Peptidase family M48 family protein,LOC_Os02g45650.1peptidase
GRMZM2G170554	0.32	10.66	5.07	0.024201768	up	
GRMZM2G112056	0.95	33.03	5.11	6.06E-05	up	AT2G23070.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os03g55490.1casein kinase II subunit alpha-2
GRMZM2G122234	0.30	10.43	5.13	0.000196721	up	
GRMZM2G137821	0.32	11.96	5.24	0.016708684	up	
GRMZM2G003750	0.95	35.97	5.24	2.95E-11	up	AT3G26085.3CAAX amino terminal protease family protein,LOC_Os05g22930.1CAAX amino terminal protease family protein
GRMZM2G054550	1.89	72.81	5.27	0.004849637	up	
GRMZM2G340762	0.32	12.30	5.28	0.000165381	up	AT3G55730.1myb domain protein 109,
GRMZM2G391596	0.93	37.42	5.33	8.38E-06	up	AT3G60690.1SAUR-like auxin-responsive protein family ,LOC_Os02g42990.1OsSAUR11 - Auxin- responsive SAUR gene family member
GRMZM5G830151	1.55	63.20	5.35	1.52E-19	up	
GRMZM2G163514	0.30	12.16	5.35	0.006032802	up	AT5G23570.1XS domain-containing protein / XS zinc finger domain-containing protein- related,LOC_Os12g09580.1leafbladeless1
GRMZM2G420648	0.32	13.31	5.39	0.013052802	up	
GRMZM2G049979	0.32	13.37	5.39	4.26E-05	up	
GRMZM2G130715	3.46	145.63	5.40	1.95E-33	up	
GRMZM2G339162	0.32	13.43	5.40	3.40E-05	up	
GRMZM2G052825	0.61	26.43	5.43	1.07E-08	up	AT3G26300.1cytochrome P450, family 71 subfamily B
GRMZM2G165381	0.91	39.91	5.45	2.69E-08	up	
GRMZM2G047479	0.32	14.29	5.49	1.77E-05	up	AT5G19450.1calcium-dependent protein kinase 19,LOC_Os07g38120.1CAMK_CAMK_like.3 4 - CAMK includes calcium/calmodulin depedent protein kinases
GRMZM5G897550	0.95	43.77	5.52	1.77E-08	up	

GRMZM2G143210	2.83	133.46	5.56	6.54E-32	up	AT1G53490.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os02g13810.1DNA binding protein
GRMZM2G375110	1.25	59.01	5.56	1.19E-18	up	
GRMZM2G082296	2.70	130.02	5.59	4.65E-06	up	AT3G52210.3S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferases superfamily protein,LOC_Os02g54000.1mRNA cap guanine-N7 methyltransferase 2
GRMZM2G114578	3.75	181.64	5.60	5.40E-09	up	AT4G05160.1AMP-dependent synthetase and ligase family protein,LOC_Os05g50300.1AMP-binding enzyme
GRMZM2G180898	3.40	165.33	5.60	8.56E-11	up	
GRMZM2G396171	0.32	16.10	5.67	2.59E-06	up	
GRMZM2G097736	0.61	32.00	5.70	8.08E-12	up	AT3G51010.1,LOC_Os05g03540.1expressed protein
GRMZM2G090568	0.64	33.17	5.70	0.033875648	up	AT4G35090.1catalase 2,LOC_Os03g03910.1catalase domain containing protein
AC195333.3_FG002	0.32	16.65	5.71	0.039121312	up	
GRMZM2G403021	0.62	33.47	5.76	4.30E-11	up	
GRMZM2G369071	0.30	17.30	5.86	0.004392076	up	
GRMZM2G424155	0.30	18.62	5.97	0.014634029	up	
GRMZM2G108144	4.96	313.76	5.98	1.24E-50	up	AT3G01280.1voltage dependent anion channel 1,LOC_Os01g40570.1outer mitochondrial membrane porin
GRMZM2G535393	0.95	63.46	6.06	7.08E-12	up	
GRMZM2G540772	3.12	215.62	6.11	1.53E-07	up	AT1G53570.1mitogen-activated protein kinase kinase kinase 3,LOC_Os02g35010.1STE_MEKK_ste11_MAP3K.9 - STE kinases include homologs to sterile 7
GRMZM2G455476	0.93	64.85	6.12	5.11E-18	up	AT2G37010.1non-intrinsic ABC protein 12,LOC_Os04g11820.1white-brown complex homolog protein
GRMZM2G511822	0.63	45.85	6.18	6.64E-18	up	
AC195059.3_FG003	0.30	21.63	6.18	7.50E-08	up	
GRMZM2G359298	0.95	69.43	6.19	1.59E-09	up	AT4G12290.1Copper amine oxidase family protein,LOC_Os04g20164.1amine oxidase precursor
GRMZM2G049915	0.63	46.77	6.20	3.48E-15	up	
GRMZM5G811002	0.63	52.22	6.36	1.13E-18	up	
GRMZM2G129146	1.55	128.70	6.38	5.75E-37	up	AT5G10770.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os02g48900.1aspartic proteinase nepenthesin-1 precursor
GRMZM5G861959	0.30	26.00	6.45	3.13E-10	up	AT1G80680.1SUPPRESSOR OF AUXIN RESISTANCE 3,LOC_Os03g07580.1OsNucAP1 - Putative Nucleoporin Autopeptidase homologue
GRMZM2G128354	0.60	53.10	6.48	5.37E-13	up	
GRMZM2G050561	0.62	58.68	6.57	0.000179207	up	AT4G37680.1heptahelical protein 4,LOC_Os12g32640.1haemolysin-III
GRMZM2G113011	0.93	95.54	6.68	1.51E-05	up	
GRMZM2G084259	0.61	64.71	6.72	1.39E-23	up	
GRMZM2G052442	0.63	69.38	6.77	3.03E-06	up	,LOC_Os09g12060.1expressed protein

GRMZM2G177862	0.32	36.49	6.84	4.05E-05	up	AT5G07090.2Ribosomal protein S4 (RPS4A) family protein,LOC_Os02g01560.140S ribosomal protein S4
GRMZM2G079528	0.60	76.82	7.01	2.47E-06	up	
GRMZM2G457685	0.91	117.92	7.01	1.95E-33	up	
GRMZM2G395534	0.32	42.36	7.06	8.71E-16	up	
GRMZM2G493312	0.32	42.55	7.07	1.87E-15	up	
GRMZM5G872700	0.32	44.74	7.14	0.00044808	up	
GRMZM2G009917	0.32	45.32	7.15	1.62E-08	up	
GRMZM5G802174	0.30	43.13	7.18	1.62E-15	up	
GRMZM2G005216	0.32	51.81	7.35	8.75E-20	up	AT3G60500.13\''-5\'-exoribonuclease family protein,LOC_Os02g34570.1exosome complex exonuclease
GRMZM2G396483	0.61	109.06	7.47	1.21E-06	up	
AC210727.4_FG002	0.91	168.65	7.53	8.74E-38	up	AT2G47210.1myb-like transcription factor family protein,LOC_Os05g46330.1MYB family transcription factor
AC203971.3_FG005	0.32	60.87	7.58	8.33E-24	up	
GRMZM2G068176	0.32	66.69	7.72	1.27E-25	up	
GRMZM2G308477	0.32	71.11	7.81	5.17E-26	up	
GRMZM2G086702	0.32	76.98	7.92	1.87E-15	up	AT2G23620.1methyl esterase 1,LOC_Os01g57770.1OsPOP4 - Putative Prolyl Oligopeptidase homologue
GRMZM2G172756	0.32	81.48	8.00	8.66E-15	up	
GRMZM2G390076	0.30	79.08	8.05	4.59E-29	up	AT2G29400.1type one protein phosphatase 1,LOC_Os02g57450.1Ser/Thr protein phosphatase family protein
GRMZM2G175414	0.32	91.64	8.17	6.18E-31	up	
GRMZM2G068097	0.32	306.64	9.92	5.20E-60	up	
GRMZM2G579382	0.32	476.80	10.55	1.95E-82	up	
GRMZM2G305167	0.00	87.85	Inf (+)	1.55E-32	up	AT5G02120.1one helix protein,LOC_Os05g22730.1expressed protein
GRMZM2G123390	0.00	105.70	Inf (+)	7.61E-31	up	
GRMZM2G387199	0.00	97.18	Inf (+)	1.84E-30	up	
GRMZM2G116731	0.00	75.45	Inf (+)	5.97E-29	up	
GRMZM2G576804	0.00	70.12	Inf (+)	9.03E-27	up	
GRMZM2G149236	0.00	70.62	Inf (+)	1.02E-26	up	
GRMZM2G486566	0.00	63.74	Inf (+)	1.46E-25	up	
GRMZM2G360501	0.00	70.69	Inf (+)	2.58E-23	up	
GRMZM2G700063	0.00	62.36	Inf (+)	1.15E-21	up	
GRMZM2G129597	0.00	67.21	Inf (+)	8.90E-21	up	
GRMZM2G035726	0.00	72.62	Inf (+)	1.39E-20	up	AT5G43060.1Granulin repeat cysteine protease family protein,LOC_Os04g57440.2oryzain beta chain precursor
GRMZM5G832710	0.00	49.24	Inf (+)	1.00E-19	up	
GRMZM5G811268	0.00	48.97	Inf (+)	2.13E-19	up	
GRMZM2G167308	0.00	45.48	Inf (+)	4.94E-19	up	
GRMZM2G473172	0.00	62.67	Inf (+)	1.05E-18	up	
GRMZM2G094003	0.00	43.36	Inf (+)	1.33E-18	up	
GRMZM2G544469	0.00	46.66	Inf (+)	3.55E-18	up	
GRMZM2G317455	0.00	63.86	Inf (+)	2.53E-17	up	
GRMZM5G837789	0.00	47.69	Inf (+)	3.72E-17	up	
GRMZM2G359637	0.00	41.82	Inf (+)	8.38E-17	up	
GRMZM2G040268	0.00	90.25	Inf (+)	1.62E-15	up	,LOC_Os10g21860.1expressed protein
GRMZM2G104772	0.00	43.32	Inf (+)	1.29E-14	up	
GRMZM2G042421	0.00	35.81	Inf (+)	1.67E-14	up	AT2G46140.1Late embryogenesis abundant protein,LOC_Os01g43530.1late embryogenesis abundant protein

GRMZM2G392716	0.00	32.01	Inf (+)	1.79E-14	up	
GRMZM2G173049	0.00	38.00	Inf (+)	5.44E-14	up	
GRMZM2G180408	0.00	28.12	Inf (+)	1.99E-12	up	
GRMZM2G539107	0.00	26.26	Inf (+)	1.40E-11	up	
GRMZM2G039610	0.00	24.54	Inf (+)	2.12E-11	up	AT3G52140.4tetratricopeptide repeat (TPR) containing protein,LOC_Os02g48620.1tetratricopeptide repeat
GRMZM5G807957	0.00	26.52	Inf (+)	2.95E-11	up	
GRMZM2G092685	0.00	32.36	Inf (+)	3.13E-10	up	
GRMZM2G149386	0.00	25.22	Inf (+)	7.42E-10	up	
GRMZM2G181354	0.00	23.29	Inf (+)	7.80E-10	up	AT2G19580.1tetraspanin2,LOC_Os06g37510.1tetraspanin family protein
GRMZM2G350419	0.00	35.29	Inf (+)	8.73E-10	up	
GRMZM5G823248	0.00	38.06	Inf (+)	9.88E-10	up	
GRMZM2G367270	0.00	34.21	Inf (+)	2.05E-09	up	
GRMZM2G078189	0.00	21.57	Inf (+)	2.59E-09	up	
GRMZM2G359438	0.00	21.54	Inf (+)	2.89E-09	up	
GRMZM2G113537	0.00	42.44	Inf (+)	4.26E-09	up	
GRMZM5G810350	0.00	26.05	Inf (+)	8.57E-09	up	
AC213612.3_FG002	0.00	26.90	Inf (+)	9.92E-09	up	AT5G58420.1Ribosomal protein S4 (RPS4A) family protein,LOC_Os03g58130.1thioredoxin
GRMZM2G539054	0.00	20.63	Inf (+)	1.08E-08	up	
GRMZM2G169919	0.00	35.23	Inf (+)	1.14E-08	up	
GRMZM5G889643	0.00	20.76	Inf (+)	1.15E-08	up	
GRMZM2G534663	0.00	23.30	Inf (+)	1.67E-08	up	
GRMZM2G020288	0.00	16.24	Inf (+)	4.08E-08	up	AT2G35120.1Single hybrid motif superfamily protein,LOC_Os06g45670.1glycine cleavage system H protein
GRMZM2G479967	0.00	27.21	Inf (+)	4.21E-08	up	AT1G63220.2Calcium-dependent lipid-binding (CaLB domain) family protein,LOC_Os01g73070.2expressed protein
GRMZM2G380152	0.00	24.97	Inf (+)	6.11E-08	up	AT3G04770.240s ribosomal protein SA B,LOC_Os03g08440.1ribosomal protein S2
GRMZM2G056970	0.00	62.18	Inf (+)	1.10E-07	up	
GRMZM2G102802	0.00	22.79	Inf (+)	1.37E-07	up	AT5G43150.1,LOC_Os03g10860.1expressed protein
GRMZM2G449954	0.00	17.81	Inf (+)	1.55E-07	up	
GRMZM5G851592	0.00	21.63	Inf (+)	3.07E-07	up	
GRMZM2G570674	0.00	16.18	Inf (+)	3.70E-07	up	
GRMZM2G109485	0.00	20.44	Inf (+)	3.19E-06	up	
GRMZM2G155956	0.00	17.05	Inf (+)	4.10E-06	up	
GRMZM2G425583	0.00	19.96	Inf (+)	4.17E-06	up	
GRMZM2G126220	0.00	208.09	Inf (+)	5.83E-06	up	
GRMZM5G834952	0.00	17.66	Inf (+)	7.03E-06	up	
GRMZM2G540655	0.00	27.43	Inf (+)	9.12E-06	up	
GRMZM2G380251	0.00	14.21	Inf (+)	1.22E-05	up	
GRMZM2G049966	0.00	15.99	Inf (+)	1.63E-05	up	
GRMZM2G131766	0.00	33.85	Inf (+)	1.91E-05	up	
GRMZM2G312700	0.00	10.60	Inf (+)	2.38E-05	up	
GRMZM2G342461	0.00	12.46	Inf (+)	4.06E-05	up	
GRMZM2G550417	0.00	13.31	Inf (+)	5.06E-05	up	
GRMZM5G874384	0.00	9.76	Inf (+)	6.40E-05	up	
GRMZM2G024927	0.00	36.69	Inf (+)	9.11E-05	up	
GRMZM2G016931	0.00	10.31	Inf (+)	0.000106548	up	
GRMZM2G010097	0.00	21.73	Inf (+)	0.000114409	up	AT5G63660.1Scorpion toxin-like knottin superfamily protein,LOC_Os02g07624.1gamma-thionin family domain containing protein
GRMZM2G092619	0.00	11.04	Inf (+)	0.000115493	up	

GRMZM5G868324	0.00	13.27	Inf (+)	0.000116099	up	AT1G40087.1Plant transposase (Ptta/En/Spm family),LOC_Os05g11260.2expressed protein
GRMZM2G591165	0.00	16.46	Inf (+)	0.000128732	up	
GRMZM2G425594	0.00	16.30	Inf (+)	0.000148493	up	
GRMZM2G122291	0.00	8.98	Inf (+)	0.000150552	up	
AC229986.1_FG005	0.00	12.24	Inf (+)	0.00015771	up	
GRMZM2G043976	0.00	88.48	Inf (+)	0.00019549	up	
GRMZM2G153445	0.00	15.65	Inf (+)	0.000201025	up	
GRMZM2G153386	0.00	15.31	Inf (+)	0.00024954	up	
GRMZM2G514583	0.00	11.28	Inf (+)	0.000349294	up	
GRMZM2G038825	0.00	13.90	Inf (+)	0.000355976	up	
GRMZM2G539835	0.00	9.44	Inf (+)	0.00036792	up	
GRMZM2G439866	0.00	9.56	Inf (+)	0.000417997	up	AT2G36810.1ARM repeat superfamily protein,LOC_Os03g05330.1HEAT repeat family protein
GRMZM2G053882	0.00	13.00	Inf (+)	0.000436068	up	AT5G22000.1RING-H2 group F2A,LOC_Os03g57500.1zinc finger
GRMZM5G847449	0.00	19.35	Inf (+)	0.000438489	up	
GRMZM2G050764	0.00	8.51	Inf (+)	0.00053145	up	
GRMZM2G100177	0.00	12.18	Inf (+)	0.000604777	up	
GRMZM2G482741	0.00	8.53	Inf (+)	0.000610249	up	
GRMZM2G175738	0.00	10.78	Inf (+)	0.000615816	up	
GRMZM2G170588	0.00	8.99	Inf (+)	0.000634996	up	
GRMZM2G071910	0.00	10.21	Inf (+)	0.00064808	up	
GRMZM2G181419	0.00	15.98	Inf (+)	0.000810382	up	
GRMZM2G157078	0.00	8.34	Inf (+)	0.000918453	up	
GRMZM5G844315	0.00	12.21	Inf (+)	0.000976334	up	
GRMZM2G528146	0.00	9.06	Inf (+)	0.000983092	up	
GRMZM2G026364	0.00	82.34	Inf (+)	0.001156763	up	
GRMZM2G562383	0.00	9.38	Inf (+)	0.001182563	up	
GRMZM5G880317	0.00	7.30	Inf (+)	0.00190556	up	
GRMZM5G828633	0.00	6.94	Inf (+)	0.002223244	up	
GRMZM2G148277	0.00	7.60	Inf (+)	0.002595645	up	AT2G36800.1don-glucosyltransferase 1,LOC_Os03g24430.1cytokinin-O-glucosyltransferase 3
GRMZM2G175047	0.00	8.45	Inf (+)	0.002721686	up	
GRMZM2G096120	0.00	8.59	Inf (+)	0.002903652	up	
GRMZM2G542199	0.00	9.20	Inf (+)	0.003259233	up	
GRMZM2G488902	0.00	8.88	Inf (+)	0.003491564	up	
GRMZM2G095894	0.00	160.23	Inf (+)	0.003782806	up	
GRMZM2G110403	0.00	7.94	Inf (+)	0.003784503	up	
GRMZM2G487933	0.00	6.83	Inf (+)	0.004281457	up	
GRMZM2G032386	0.00	7.52	Inf (+)	0.004518543	up	
GRMZM2G400649	0.00	17.50	Inf (+)	0.004780857	up	
GRMZM5G866131	0.00	11.48	Inf (+)	0.004990689	up	
GRMZM2G412436	0.00	8.23	Inf (+)	0.005009669	up	AT3G53040.1late embryogenesis abundant protein, putative / LEA protein putative
GRMZM2G024912	0.00	76.68	Inf (+)	0.005542886	up	
GRMZM2G360097	0.00	7.80	Inf (+)	0.005568071	up	
GRMZM2G100169	0.00	8.36	Inf (+)	0.005731236	up	
GRMZM2G066885	0.00	6.20	Inf (+)	0.005847214	up	AT4G25570.1Cytochrome b561/ferric reductase transmembrane protein family,LOC_Os02g42890.1cytochrome b561
GRMZM2G427949	0.00	8.47	Inf (+)	0.006067175	up	
GRMZM2G119511	0.00	5.22	Inf (+)	0.006098173	up	AT2G13360.1alanine:glyoxylate aminotransferase,LOC_Os08g39300.1aminotransferase
AC191135.3_FG001	0.00	6.20	Inf (+)	0.006479256	up	

GRMZM2G034428	0.00	6.42	Inf (+)	0.007970857	up	AT2G19170.1subtilisin-like serine protease 3,LOC_Os06g48650.1OsSub52 - Putative Subtilisin homologue
GRMZM2G001524	0.00	7.07	Inf (+)	0.00830098	up	AT4G23895.3Pleckstrin homology (PH) domain-containing protein,LOC_Os05g51700.1nucleoside diphosphate kinase
GRMZM2G046155	0.00	16.05	Inf (+)	0.008743769	up	
GRMZM2G030055	0.00	5.39	Inf (+)	0.00901811	up	
AC212685.3_FG001	0.00	8.30	Inf (+)	0.009258427	up	,LOC_Os09g24660.1AGAP000554-PA
GRMZM2G050023	0.00	14.90	Inf (+)	0.009454601	up	
GRMZM5G861958	0.00	9.34	Inf (+)	0.009496803	up	
GRMZM2G126817	0.00	6.60	Inf (+)	0.009638885	up	AT2G17040.1NAC domain containing protein 36,LOC_Os03g04070.1no apical meristem protein
GRMZM2G078233	0.00	5.32	Inf (+)	0.010832566	up	
GRMZM2G393257	0.00	7.42	Inf (+)	0.010994868	up	
GRMZM2G399598	0.00	5.72	Inf (+)	0.012234727	up	AT2G17250.1CCAAT-binding factor,LOC_Os04g49580.2nucleolar complex protein
GRMZM2G019567	0.00	8.34	Inf (+)	0.012328538	up	AT3G14370.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os03g14840.1AGC_PVPK_like_kin82y.8 - ACG kinases include homologs to PKA
GRMZM2G339180	0.00	5.56	Inf (+)	0.012954052	up	
AC226373.2_FG006	0.00	6.59	Inf (+)	0.013074726	up	
GRMZM2G008561	0.00	7.19	Inf (+)	0.013523658	up	
GRMZM2G069670	0.00	8.65	Inf (+)	0.014198285	up	
GRMZM2G157272	0.00	7.31	Inf (+)	0.01427181	up	
GRMZM2G388415	0.00	5.22	Inf (+)	0.016390437	up	
GRMZM2G001657	0.00	46.98	Inf (+)	0.017201392	up	
GRMZM5G850706	0.00	5.62	Inf (+)	0.018357358	up	
GRMZM2G034961	0.00	9.29	Inf (+)	0.018988292	up	
GRMZM2G071892	0.00	6.27	Inf (+)	0.020547431	up	
GRMZM5G859691	0.00	6.88	Inf (+)	0.020763071	up	
GRMZM2G145788	0.00	6.10	Inf (+)	0.021591261	up	
GRMZM2G481009	0.00	9.73	Inf (+)	0.022484694	up	
GRMZM2G436742	0.00	7.82	Inf (+)	0.023141437	up	AT5G50380.1exocyst subunit exo70 family protein F1,LOC_Os07g10910.1ATEXO70F1
GRMZM2G587690	0.00	7.36	Inf (+)	0.025056103	up	
AC209172.3_FG005	0.00	6.80	Inf (+)	0.025117484	up	
GRMZM2G037555	0.00	4.82	Inf (+)	0.026145884	up	
GRMZM2G454838	0.00	4.27	Inf (+)	0.027605864	up	AT5G63670.1SPT4 homolog 2,LOC_Os07g43060.1transcription elongation factor SPT4 homolog 1
GRMZM2G175743	0.00	5.73	Inf (+)	0.028496425	up	
GRMZM2G062050	0.00	4.99	Inf (+)	0.028606744	up	
GRMZM2G548517	0.00	5.97	Inf (+)	0.029013502	up	
GRMZM2G333405	0.00	5.74	Inf (+)	0.029314128	up	
GRMZM2G064601	0.00	7.31	Inf (+)	0.03062512	up	AT3G06150.1,LOC_Os05g32960.1expressed protein
GRMZM2G011160	0.00	8.97	Inf (+)	0.030834509	up	AT3G47790.1ABC2 homolog 7,LOC_Os02g11960.1ABC transporter
GRMZM2G101699	0.00	5.21	Inf (+)	0.032048727	up	
GRMZM2G332405	0.00	17.23	Inf (+)	0.035031918	up	
GRMZM2G499709	0.00	5.85	Inf (+)	0.035389506	up	
GRMZM2G093214	0.00	6.54	Inf (+)	0.036552713	up	

GRMZM2G078906	0.00	5.85	Inf (+)	0.038697198	up	AT4G20860.1FAD-binding Berberine family protein,LOC_Os08g06190.1berberine and berberine like domain containing protein
GRMZM2G014603	0.00	4.87	Inf (+)	0.038805177	up	
AC190752.2_FG003	0.00	5.45	Inf (+)	0.038867066	up	
GRMZM2G095643	0.00	22.09	Inf (+)	0.039842839	up	AT4G32285.1ENTH/ANTH/VHS superfamily protein,LOC_Os03g16800.1clathrin assembly protein
GRMZM2G389467	0.00	4.74	Inf (+)	0.040697742	up	
GRMZM5G846451	0.00	5.61	Inf (+)	0.040972742	up	
GRMZM2G358161	0.00	22.16	Inf (+)	0.04265804	up	AT4G10380.1NOD26-like intrinsic protein 5,1LOC_Os08g05580.1
GRMZM2G538673	0.00	5.21	Inf (+)	0.04583511	up	
GRMZM2G339159	0.00	4.74	Inf (+)	0.046969283	up	
GRMZM5G815090	142.84	0.00	Inf (-)	2.61E-41	down	
GRMZM2G071840	137.11	0.00	Inf (-)	1.97E-40	down	
GRMZM2G084369	241.69	0.00	Inf (-)	1.97E-40	down	AT3G55040.1glutathione transferase lambda 2,LOC_Os03g17480.1IN2-1 protein
GRMZM5G854284	94.08	0.00	Inf (-)	1.56E-34	down	
GRMZM2G140390	91.97	0.00	Inf (-)	2.71E-34	down	
GRMZM2G039948	98.18	0.00	Inf (-)	1.08E-30	down	
GRMZM2G099669	80.76	0.00	Inf (-)	4.49E-26	down	
GRMZM2G049083	60.64	0.00	Inf (-)	3.01E-20	down	
GRMZM2G578208	71.23	0.00	Inf (-)	4.08E-14	down	
GRMZM2G513137	38.92	0.00	Inf (-)	4.92E-14	down	
GRMZM2G029039	27.54	0.00	Inf (-)	1.06E-12	down	AT5G60570.1Galactose oxidase/kelch repeat superfamily protein,LOC_Os04g52830.1OsFBK15 - F-box domain and kelch repeat containing protein
GRMZM2G361633	45.04	0.00	Inf (-)	8.07E-12	down	AT1G20110.1RING/FYVE/PHD zinc finger superfamily protein,LOC_Os10g10180.1methyltransferase domain containing protein
GRMZM2G163771	111.66	0.00	Inf (-)	1.24E-09	down	
GRMZM5G855014	53.56	0.00	Inf (-)	1.52E-09	down	
GRMZM2G418605	24.37	0.00	Inf (-)	1.71E-09	down	
GRMZM2G382534	159.64	0.00	Inf (-)	9.28E-09	down	AT4G25700.1beta-hydroxylase 1,LOC_Os03g03370.1fatty acid hydroxylase
GRMZM5G831355	19.58	0.00	Inf (-)	5.04E-08	down	
GRMZM2G094837	18.31	0.00	Inf (-)	5.76E-08	down	
GRMZM2G012550	23.72	0.00	Inf (-)	1.16E-07	down	AT5G08020.1RPA70-kDa subunit B,LOC_Os03g63870.1expressed protein
GRMZM2G049025	23.74	0.00	Inf (-)	1.18E-07	down	AT3G51260.120S proteasome alpha subunit PAD1,LOC_Os08g43540.1peptidase
GRMZM2G091679	30.88	0.00	Inf (-)	1.46E-07	down	
GRMZM2G113722	17.69	0.00	Inf (-)	1.98E-07	down	
AC192096.3_FG001	34.74	0.00	Inf (-)	7.85E-07	down	
GRMZM2G426271	30.31	0.00	Inf (-)	1.97E-06	down	AT2G28830.1PLANT U-BOX 12,LOC_Os03g16824.1spotted leaf 11
GRMZM5G825316	17.74	0.00	Inf (-)	4.46E-06	down	
GRMZM2G169277	18.09	0.00	Inf (-)	4.65E-06	down	
GRMZM5G869668	26.22	0.00	Inf (-)	6.44E-06	down	
GRMZM2G385031	28.67	0.00	Inf (-)	8.37E-06	down	
GRMZM5G892567	28.82	0.00	Inf (-)	9.98E-06	down	
GRMZM2G509046	12.83	0.00	Inf (-)	2.27E-05	down	

GRMZM2G397002	15.19	0.00	Inf (-)	2.36E-05	down	AT4G34555.1Ribosomal protein S25 family protein,LOC_Os09g39540.140S ribosomal protein S25
GRMZM2G043867	15.82	0.00	Inf (-)	3.86E-05	down	
GRMZM2G057528	20.76	0.00	Inf (-)	5.39E-05	down	
GRMZM2G048131	9.36	0.00	Inf (-)	6.99E-05	down	AT4G29080.1phytochrome-associated protein 2,LOC_Os09g35870.1OsIAA26 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G354575	9.91	0.00	Inf (-)	7.97E-05	down	
GRMZM2G002614	14.64	0.00	Inf (-)	0.000110099	down	AT4G23850.1AMP-dependent synthetase and ligase family protein,LOC_Os01g46750.1AMP-binding enzyme
GRMZM5G820899	75.72	0.00	Inf (-)	0.000114478	down	
GRMZM2G340965	14.07	0.00	Inf (-)	0.000134453	down	
GRMZM5G878185	12.19	0.00	Inf (-)	0.000212968	down	
GRMZM2G427677	10.29	0.00	Inf (-)	0.000219506	down	
GRMZM2G123320	11.69	0.00	Inf (-)	0.000312483	down	
GRMZM2G175875	11.79	0.00	Inf (-)	0.000322453	down	AT5G09770.1Ribosomal protein L17 family protein,LOC_Os01g62210.150S ribosomal protein L17
GRMZM5G886521	14.49	0.00	Inf (-)	0.00051329	down	
GRMZM2G578027	10.17	0.00	Inf (-)	0.000548569	down	
GRMZM2G583556	10.00	0.00	Inf (-)	0.000634996	down	AT1G72670.1IQ-domain 8,LOC_Os03g20640.1expressed protein
GRMZM2G001799	7.42	0.00	Inf (-)	0.000644497	down	AT4G14550.1indole-3-acetic acid inducible 14,LOC_Os02g56120.1OsIAA9 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G354560	7.73	0.00	Inf (-)	0.000649916	down	AT2G04780.1FASCICLIN-like arabinogalactan 7,LOC_Os08g39270.1fasciclin domain containing protein
AC197164.4_FG002	12.45	0.00	Inf (-)	0.000776852	down	AT5G08020.1RPA70-kDa subunit B,LOC_Os03g63870.1expressed protein
GRMZM2G701888	10.87	0.00	Inf (-)	0.001016098	down	
AC195307.3_FG001	11.83	0.00	Inf (-)	0.001080437	down	AT5G08020.1RPA70-kDa subunit B,LOC_Os01g73070.2expressed protein
GRMZM2G418575	9.70	0.00	Inf (-)	0.001161231	down	,LOC_Os01g56820.1AGAP000951-PA
GRMZM2G319955	17.24	0.00	Inf (-)	0.001699088	down	
GRMZM2G128156	8.34	0.00	Inf (-)	0.00184932	down	AT2G25490.1EIN3-binding F box protein 1,LOC_Os06g40360.1OsFBL30 - F-box domain and LRR containing protein
GRMZM2G036954	9.04	0.00	Inf (-)	0.002233093	down	
AC217311.3_FG007	8.43	0.00	Inf (-)	0.002343388	down	
GRMZM2G468100	8.70	0.00	Inf (-)	0.003006717	down	
GRMZM2G161180	11.91	0.00	Inf (-)	0.003083785	down	
GRMZM2G345278	9.57	0.00	Inf (-)	0.004968927	down	
GRMZM2G074615	7.09	0.00	Inf (-)	0.006215315	down	
GRMZM2G043300	91.02	0.00	Inf (-)	0.007339587	down	AT2G02850.1plantacyanin,LOC_Os03g5016 0.1plastocyanin-like domain containing protein
GRMZM2G433184	14.07	0.00	Inf (-)	0.009130606	down	AT5G42500.1Disease resistance-responsive (dirigent-like protein) family protein,LOC_Os11g42500.1dirigent

GRMZM2G357608	9.29	0.00	Inf (-)	0.010056009	down	
GRMZM2G312386	11.63	0.00	Inf (-)	0.010089207	down	
GRMZM5G841861	7.25	0.00	Inf (-)	0.010150799	down	
GRMZM5G818643	7.05	0.00	Inf (-)	0.010424887	down	AT1G68920.3basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein,LOC_Os09g29830.2helix-loop-helix DNA-binding domain containing protein
GRMZM5G861093	6.45	0.00	Inf (-)	0.011706449	down	AT5G27080.1Transducin family protein / WD-40 repeat family protein,LOC_Os02g47180.1WD repeat-containing protein
AC206590.2_FG001	10.07	0.00	Inf (-)	0.015208718	down	
GRMZM5G832934	6.85	0.00	Inf (-)	0.017318524	down	
GRMZM2G337815	8.16	0.00	Inf (-)	0.018190534	down	AT4G34555.1Ribosomal protein S25 family protein,LOC_Os08g44480.140S ribosomal protein S25
GRMZM2G435298	6.27	0.00	Inf (-)	0.019214801	down	
GRMZM2G553292	13.46	0.00	Inf (-)	0.020257098	down	
GRMZM2G573956	15.20	0.00	Inf (-)	0.020412216	down	
GRMZM2G538644	7.39	0.00	Inf (-)	0.020915338	down	
GRMZM2G082522	14.12	0.00	Inf (-)	0.025252327	down	AT1G21230.1wall associated kinase 5,LOC_Os01g20880.1OsWAK3 - OsWAK receptor-like cytoplasmic kinase OsWAK-RLCK
GRMZM2G145599	7.42	0.00	Inf (-)	0.02717325	down	AT2G18330.1AAA-type ATPase family protein,LOC_Os02g47760.1AAA-type ATPase family protein
GRMZM2G700021	5.64	0.00	Inf (-)	0.027347761	down	
GRMZM2G076651	5.26	0.00	Inf (-)	0.028197591	down	
GRMZM2G703783	6.18	0.00	Inf (-)	0.029216455	down	
GRMZM2G363552	5.39	0.00	Inf (-)	0.029948026	down	AT5G67360.1Subtilase family protein,LOC_Os07g39020.1OsSub53 - Putative Subtilisin homologue
GRMZM2G151567	6.23	0.00	Inf (-)	0.03031084	down	AT1G56145.2Leucine-rich repeat transmembrane protein kinase,LOC_Os08g10300.1SHR5-receptor-like kinase
GRMZM2G481948	14.49	0.00	Inf (-)	0.030708612	down	
GRMZM2G302883	5.94	0.00	Inf (-)	0.032620644	down	AT1G74250.1DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein,LOC_Os12g31840.1ZOS12-05 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM5G805434	5.22	0.00	Inf (-)	0.035389506	down	
GRMZM2G126502	5.62	0.00	Inf (-)	0.03702644	down	
GRMZM2G126802	7.23	0.00	Inf (-)	0.038640637	down	AT3G51380.1IQ-domain 20,LOC_Os03g04210.1IQ calmodulin-binding motif family protein
GRMZM2G443308	4.64	0.00	Inf (-)	0.040336763	down	,LOC_Os03g45930.1expressed protein
AC219159.3_FG002	3.73	0.00	Inf (-)	0.040543004	down	AT3G11600.1,LOC_Os12g06130.1expressed protein
GRMZM5G857968	5.00	0.00	Inf (-)	0.042873848	down	
GRMZM2G517924	5.60	0.00	Inf (-)	0.044229139	down	
GRMZM2G022741	6.48	0.00	Inf (-)	0.046367629	down	
GRMZM2G418432	12.00	0.00	Inf (-)	0.047505509	down	AT1G77280.1Protein kinase protein with adenine nucleotide alpha hydrolases-like domain,LOC_Os12g07990.1protein kinase family protein

GRMZM2G047889	5.22	0.00	Inf (-)	0.048077701	down	AT1G74250.1DNAJ heat shock N-terminal domain-containing protein,LOC_Os12g31840.1ZOS12-05 - C2H2 zinc finger protein
---------------	------	------	---------	-------------	------	---

DEGs B37 8 a DAP rispetto B37 a 12 DAP; Log2 Fold Change ≥ 4 , α minore o uguale di 0.05						
gene	Mean B37_8DAP	Mean B37_12DAP	log2 FoldChange	padj	DEG	BestHit
AC217358.3_FG009	17.34	0.30	-5.86	0.000291665	down	AT1G09630.1RAB GTPase 11C,LOC_Os03g62600.1ras-related protein
GRMZM2G025133	14.61	0.32	-5.53	7.26E-05	down	AT1G32583.1,LOC_Os10g14020.1TPD1
GRMZM2G006601	394.58	9.21	-5.42	0.016625461	down	,LOC_Os06g45320.1DEFL27 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G095822	10.84	0.32	-5.10	0.020291692	down	AT1G28220.1purine permease 3,LOC_Os03g08880.1purine permease
AC199186.2_FG002	10.73	0.32	-5.08	0.001473314	down	
GRMZM2G026396	20.93	0.64	-5.04	0.001441057	down	AT5G54630.1zinc finger protein- related,LOC_Os06g46910.1ZOS6-07 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G097349	16.98	0.61	-4.79	6.65E-05	down	AT1G69780.1Homeobox-leucine zipper protein family,LOC_Os03g07450.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G579382	8.30	0.32	-4.71	0.000171213	down	
AC209257.4_FG004	91.21	3.64	-4.65	0.034581839	down	,LOC_Os01g61360.1DEFL4 - Defensin and Defensin-like DEFL family
AC185611.3_FG001	15.31	0.61	-4.64	2.16E-05	down	,LOC_Os07g41400.1EGG APPARATUS-1
GRMZM2G512283	15.31	0.64	-4.59	0.001545431	down	
GRMZM2G117940	51.76	2.20	-4.56	0.006623328	down	AT1G74670.1Gibberellin-regulated family protein,LOC_Os03g14550.1GASR1 - Gibberellin-regulated GASA/GAST/Snakin family protein precursor
GRMZM2G179827	14.16	0.64	-4.48	0.002691986	down	AT1G59940.1response regulator 3,LOC_Os04g36070.1OsRR1 type-A response regulator
GRMZM2G107761	48.06	2.18	-4.46	0.000644879	down	AT1G48910.1Flavin-containing monooxygenase family protein,LOC_Os11g10170.1flavin monooxygenase
GRMZM2G012263	6.88	0.32	-4.44	0.035009123	down	AT5G14130.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os06g27850.1peroxidase precursor
GRMZM2G038024	26.78	1.25	-4.42	0.024818131	down	
GRMZM5G867945	6.59	0.32	-4.38	0.049845836	down	
GRMZM2G009489	222.04	10.93	-4.34	0.023222774	down	
GRMZM2G084552	37.20	1.85	-4.33	0.034375928	down	
GRMZM2G054658	79.71	4.05	-4.30	6.39E-06	down	,LOC_Os04g31250.1DEFL49 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G067743	41.57	2.18	-4.25	8.69E-05	down	AT4G37740.1growth-regulating factor 2,LOC_Os06g10310.1growth regulating factor protein
GRMZM2G041317	89.51	4.98	-4.17	0.020746597	down	,LOC_Os03g31510.1cysteine proteinase inhibitor 8 precursor
GRMZM2G450771	10.98	0.63	-4.11	0.028210741	down	AT1G09880.1Rhamnogalacturonate lyase family protein,LOC_Os08g44020.1rhamnogalactu ronate lyase

GRMZM2G451116	10.11	0.61	-4.04	0.015804597	down	AT1G75250.1RAD-like 6,LOC_Os01g44370.1MYB family transcription factor
GRMZM2G175989	0.54	8.66	4.01	0.002608883	up	AT1G64680.1,LOC_Os08g02210.1expres ed protein
AC190623.3_FG001	2.43	39.78	4.03	2.46E-07	up	AT2G30570.1photosystem II reaction center W,LOC_Os01g56680.2photosystem II reaction center W protein
GRMZM2G304712	0.86	14.18	4.04	0.01460976	up	AT4G15480.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os02g09510.1limonoid UDP- glucosyltransferase
GRMZM2G161905	2.28	37.70	4.05	1.40E-11	up	AT1G10370.1Glutathione S-transferase family protein,LOC_Os10g38740.1glutathione S- transferase
GRMZM2G090595	23.62	390.88	4.05	8.25E-23	up	AT3G50700.1indeterminate(ID)-domain 2,LOC_Os02g45054.1ZOS2-15 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G401328	3.28	54.95	4.07	3.54E-19	up	AT5G47550.1Cystatin/monellin superfamily protein,LOC_Os03g31510.1cysteine proteinase inhibitor 8 precursor
GRMZM5G809590	4.29	72.09	4.07	0.016309151	up	
GRMZM2G039477	1.34	22.64	4.08	6.34E-06	up	AT5G43150.1,LOC_Os04g56309.1expres ed protein
GRMZM5G893055	4.05	70.05	4.11	0.00045221	up	AT5G62560.1RING/U-box superfamily protein with ARM repeat domain,LOC_Os09g21740.1armadillo/beta- catenin repeat family protein
GRMZM2G409245	2.76	47.89	4.12	1.01E-14	up	AT4G22580.1Exostosin family protein,LOC_Os10g40559.1exostosin family domain containing protein
GRMZM5G889052	2.05	35.59	4.12	4.01E-09	up	AT2G44260.1Plant protein of unknown function (DUF946),LOC_Os07g38840.1expressed protein
GRMZM2G327059	0.83	14.59	4.13	8.78E-05	up	AT5G41410.1POX (plant homeobox) family protein,LOC_Os03g03260.1homeobox domain containing protein
GRMZM2G072240	15.21	268.03	4.14	1.16E-16	up	AT3G63470.1serine carboxypeptidase-like 40,LOC_Os09g28840.1OsSCP43 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G410134	272.86	4842.40	4.15	3.67E-13	up	,LOC_Os05g41970.1SSA1 - 2S albumin seed storage family protein precursor
GRMZM2G355326	1.36	24.22	4.15	0.000434551	up	
GRMZM2G158188	5.14	91.42	4.15	2.08E-18	up	
GRMZM2G301485	5.70	105.10	4.20	0.021379218	up	AT5G62020.1heat shock transcription factor B2A,LOC_Os04g48030.1heat stress transcription factor B-1
GRMZM2G103972	0.78	14.47	4.21	0.007497532	up	AT1G02730.1cellulose synthase-like D5,LOC_Os07g36690.1CSLF2 - cellulose synthase-like family F
GRMZM2G092474	0.27	4.99	4.21	0.030752504	up	AT4G11650.1osmotin 34,LOC_Os12g43490.1thaumatin

GRMZM2G004795	6.25	116.35	4.22	5.00E-07	up	AT2G19810.1CCCH-type zinc finger family protein,LOC_Os05g45020.1zinc finger/CCCH transcription factor
GRMZM2G051135	29.40	562.33	4.26	0.030677201	up	AT3G24500.1multiprotein bridging factor 1C,LOC_Os06g39240.1endothelial differentiation-related factor 1
GRMZM5G888620	1.33	25.53	4.26	0.046522329	up	AT2G15480.2UDP-glucosyl transferase 73B5,LOC_Os01g45110.1anthocyanin 3-O-beta-glucosyltransferase
GRMZM2G171581	0.26	5.02	4.27	0.024397089	up	
GRMZM2G058032	23.28	449.95	4.27	6.20E-21	up	AT4G16380.1Heavy metal transport/detoxification superfamily protein ,LOC_Os03g54050.1anther-specific proline-rich protein APG precursor
GRMZM2G132690	0.27	5.27	4.29	0.009453917	up	AT1G01490.1Heavy metal transport/detoxification superfamily protein ,LOC_Os10g38870.1heavy metal-associated domain containing protein
GRMZM2G428391	164.07	3208.90	4.29	3.61E-19	up	AT3G12580.1heat shock protein 70,LOC_Os03g16860.1DnaK family protein
GRMZM2G149923	7.09	138.82	4.29	5.73E-15	up	AT5G37780.1calmodulin 1,LOC_Os03g53200.1OsCML4 - Calmodulin-related calcium sensor protein
GRMZM5G867317	0.57	11.12	4.30	0.000710975	up	
AC194854.3_FG005	0.59	11.66	4.30	0.000404488	up	
GRMZM5G845446	0.27	5.32	4.31	0.043783921	up	
GRMZM2G090962	129.62	2571.51	4.31	4.85E-17	up	
GRMZM5G836353	4.61	91.47	4.31	1.24E-10	up	AT4G15760.1monooxygenase 1,LOC_Os02g27200.1expressed protein
GRMZM2G018873	6.77	134.78	4.31	1.34E-15	up	AT3G15760.1,LOC_Os06g40210.1expressed protein
AC206165.3_FG019	1.72	34.53	4.32	1.76E-07	up	,
GRMZM2G134182	0.26	5.22	4.32	0.008702593	up	AT1G71480.1Nuclear transport factor 2 (NTF2) family protein,LOC_Os09g09320.1nuclear transport factor
GRMZM2G397927	47.44	961.04	4.34	2.39E-54	up	AT5G57123.1,LOC_Os06g44980.1expressed protein
GRMZM2G446201	0.53	10.88	4.36	0.000403036	up	
GRMZM2G124921	1.36	28.40	4.38	1.26E-11	up	AT2G26560.1phospholipase A 2A,LOC_Os11g39990.1patatin
GRMZM2G047129	1.45	30.15	4.38	0.041346451	up	AT1G28600.1GDLS-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os01g42730.1GDLS-like lipase/acylhydrolase
GRMZM2G068519	0.30	6.23	4.39	0.011869542	up	
GRMZM5G845018	0.54	11.38	4.40	0.000646761	up	
GRMZM2G145720	3.52	74.97	4.41	6.70E-18	up	AT3G25560.1NSP-interacting kinase 2,LOC_Os06g16330.1BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1-associated receptor kinase 1 precursor

GRMZM5G807267	3.78	80.87	4.42	9.88E-09	up	AT3G52720.1alpha carbonic anhydrase 1,LOC_Os04g33660.1bifunctional monodehydroascorbate reductase and carbonic anhydrasenectarin-3 precursor
GRMZM2G067919	10.85	232.59	4.42	2.08E-11	up	AT3G22640.1cupin family protein,LOC_Os03g46100.1cupin domain containing protein
GRMZM2G133146	0.56	12.01	4.43	0.005314759	up	AT5G46960.1Plant invertase/pectin methylesterase inhibitor superfamily protein,LOC_Os02g46360.1invertase/pectin methylesterase inhibitor family protein
GRMZM2G101628	0.27	5.88	4.45	0.022336766	up	,
AC208110.2_FG011	1.06	23.28	4.46	0.020615109	up	AT2G02040.1peptide transporter 2,LOC_Os04g50940.1peptide transporter PTR2
GRMZM2G071433	243.27	5347.73	4.46	2.51E-65	up	AT1G04560.1AWPM-19-like family protein,LOC_Os10g32720.1AWPM-19-like membrane family protein
GRMZM2G141810	196.38	4408.63	4.49	6.76E-37	up	AT4G24670.1tryptophan aminotransferase related 2,LOC_Os01g07500.1alliin lyase precursor
GRMZM2G447989	2.18	49.27	4.50	3.01E-05	up	AT4G31250.1Leucine-rich repeat protein kinase family protein,LOC_Os02g07810.1inactive receptor kinase At2g26730 precursor
GRMZM2G088365	3.65	83.40	4.51	0.008949094	up	
GRMZM2G063733	4.54	104.08	4.52	1.33E-07	up	AT1G75620.1glyoxal oxidase-related protein,LOC_Os03g15320.1glyoxal oxidase-related
AC191097.3_FG007	0.80	18.39	4.52	0.024115289	up	AT4G25570.1Cytochrome b561/ferric reductase transmembrane protein family,LOC_Os08g01140.1cytochrome b561
GRMZM2G108095	0.52	12.00	4.53	0.027184989	up	
GRMZM2G416105	0.53	12.31	4.54	0.001836365	up	AT5G02640.1,LOC_Os05g02900.1expressed protein
GRMZM2G051528	0.56	13.04	4.55	1.56E-05	up	AT2G47460.1myb domain protein 12,LOC_Os01g19970.1MYB family transcription factor
GRMZM2G091956	0.26	6.14	4.56	0.010706826	up	AT2G26560.1phospholipase A 2A,LOC_Os11g39990.1patatin
GRMZM2G072218	0.53	12.72	4.59	0.000109987	up	AT3G63470.1serine carboxypeptidase-like 40,LOC_Os09g28830.1OsSCP42 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G128322	0.30	7.17	4.60	0.006458604	up	AT3G52490.1Double Clip-N motif-containing P-loop nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein,LOC_Os04g23220.1expressed protein
GRMZM5G843115	14.22	348.69	4.62	2.29E-19	up	
GRMZM2G035531	0.57	14.18	4.65	0.041483358	up	AT4G39720.1VQ motif-containing protein,LOC_Os03g26990.1VQ domain containing protein
GRMZM2G149012	0.26	6.53	4.65	0.007581713	up	

GRMZM5G807747	28.54	717.90	4.65	4.01E-20	up	
GRMZM2G123212	10.46	264.50	4.66	0.01339107	up	AT1G26800.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os07g43740.1zinc finger
GRMZM2G444560	0.59	15.28	4.69	0.004176914	up	AT3G28610.1P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein,LOC_Os01g19260.1ATPase
GRMZM2G161274	30.43	785.86	4.69	2.13E-24	up	
GRMZM2G009633	1.90	49.15	4.70	1.57E-11	up	AT1G08080.1alpha carbonic anhydrase 7,LOC_Os08g36630.1bifunctional monodehydroascorbate reductase and carbonic anhydrasenectarin-3 precursor
GRMZM2G132450	5.61	146.34	4.70	1.66E-25	up	AT4G37340.1cytochrome P450, family 81 subfamily D
GRMZM2G087103	0.82	21.81	4.74	2.81E-08	up	AT5G57850.1D-aminoacid aminotransferase-like PLP-dependent enzymes superfamily protein,LOC_Os01g13690.2ligA
GRMZM5G870932	42.55	1170.32	4.78	5.62E-21	up	AT4G37870.1phosphoenolpyruvate carboxykinase 1,LOC_Os03g15050.2phosphoenolpyruvate carboxykinase
GRMZM2G480954	3.23	89.34	4.79	7.63E-12	up	AT3G01570.1Oleolin family protein,LOC_Os03g49190.1oleolin
GRMZM2G137432	1.91	52.86	4.79	1.01E-05	up	
GRMZM2G086474	0.27	7.65	4.83	0.010586065	up	AT3G24140.1basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein,LOC_Os02g46560.1helix-loop-helix DNA-binding protein
GRMZM2G171855	0.30	8.60	4.86	0.001269011	up	
GRMZM5G801953	3.00	87.70	4.87	0.009900522	up	AT2G31945.1,LOC_Os06g10530.1expressed protein
GRMZM2G011347	5.17	154.03	4.90	1.86E-16	up	AT5G24030.1SLAC1 homologue 3,LOC_Os01g43460.2C4-dicarboxylate transporter/malic acid transport protein
GRMZM2G121115	0.30	9.01	4.93	0.000424058	up	AT3G48360.1BTB and TAZ domain protein 2,LOC_Os04g40630.1BTBZ4 - Bric-a-Brac
GRMZM2G181456	0.26	8.03	4.95	0.014244962	up	AT1G11680.1CYTOCHROME P450 51G1,LOC_Os11g32240.1cytochrome P450 51
GRMZM2G427054	1.37	42.74	4.96	0.007568674	up	
GRMZM2G013993	12.98	406.25	4.97	3.52E-18	up	
GRMZM2G103169	3.80	120.28	4.98	5.97E-12	up	AT5G17820.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os10g41720.1peroxidase precursor
GRMZM2G044383	2.26	72.63	5.00	0.002602335	up	AT1G10370.1Glutathione S-transferase family protein,LOC_Os10g38740.1glutathione S-transferase
GRMZM2G322723	0.57	18.17	5.01	2.89E-08	up	AT4G21380.1receptor kinase 3,LOC_Os01g57560.1serine/threonine-protein kinase receptor precursor
GRMZM2G091201	1.38	44.53	5.01	1.07E-12	up	AT5G04760.1Duplicated homeodomain-like superfamily protein,LOC_Os05g37060.1MYB family transcription factor

GRMZM2G127379	1.38	44.59	5.01	5.77E-05	up	AT3G04070.2NAC domain containing protein 47,LOC_Os12g03040.1no apical meristem protein
AC195340.3_FG004	2.16	72.16	5.06	8.53E-18	up	AT5G42710.1,LOC_Os03g56430.1expressed protein
GRMZM2G470454	0.26	8.69	5.06	0.00999241	up	AT3G54450.1Major facilitator superfamily protein,LOC_Os01g65150.1proton-dependent oligopeptide transport
GRMZM2G428518	18.16	613.66	5.08	8.87E-54	up	AT5G11720.1Glycosyl hydrolases family 31 protein,LOC_Os06g46284.1glycosyl hydrolase
GRMZM2G097135	18.06	612.92	5.08	0.005914618	up	AT1G12060.1BCL-2-associated athanogene 5,LOC_Os11g31060.1IQ calmodulin-binding and BAG domain containing protein
GRMZM2G149481	0.82	28.49	5.12	1.77E-11	up	AT2G21050.1like AUXIN RESISTANT 2,LOC_Os03g14080.1transmembrane amino acid transporter protein
GRMZM2G410757	0.27	9.48	5.14	0.000202548	up	AT1G50732.1,LOC_Os05g03750.1expressed protein
GRMZM2G081464	1.43	50.58	5.15	0.005741583	up	AT1G73780.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os11g40530.1LTPL162 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM2G500285	0.52	18.53	5.15	1.08E-08	up	
GRMZM5G867256	0.30	10.57	5.16	4.26E-06	up	
GRMZM2G100018	500.14	17999.44	5.17	2.81E-82	up	
GRMZM2G020666	6.62	246.44	5.22	1.10E-11	up	AT3G05890.1Low temperature and salt responsive protein family,LOC_Os07g44180.1OsRC12-10 - Hydrophobic protein LTI6A
GRMZM2G313529	6.27	236.18	5.24	1.02E-06	up	AT3G21550.1DUF679 domain membrane protein 2,LOC_Os03g25440.1expressed protein
GRMZM2G048549	6.81	260.56	5.26	2.46E-21	up	AT4G38810.2Calcium-binding EF-hand family protein,LOC_Os10g09850.1EF hand family protein
GRMZM2G052111	0.26	9.99	5.26	0.025087197	up	AT5G65700.1Leucine-rich receptor-like protein kinase family protein,LOC_Os05g51740.1receptor protein kinase CLAVATA1 precursor
GRMZM2G116029	1.15	44.44	5.27	0.047998079	up	AT1G52140.1,LOC_Os05g11160.1expressed protein
GRMZM5G890559	4.85	188.24	5.28	6.99E-47	up	
GRMZM2G012928	7.30	283.64	5.28	3.47E-05	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os12g36210.1
GRMZM5G831200	7.38	291.58	5.30	1.69E-17	up	AT1G23460.1Pectin lyase-like superfamily protein,LOC_Os02g03750.1polygalacturonase
GRMZM2G080079	2.23	89.90	5.34	1.81E-25	up	AT1G74410.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os02g50990.2RING-H2 finger protein ATL1Q

GRMZM2G015534	78.45	3253.17	5.37	1.88E-46	up	AT5G24800.1basic leucine zipper 9,LOC_Os03g58250.1bZIP transcription factor domain containing protein
GRMZM2G122846	0.27	11.40	5.40	6.15E-05	up	AT3G30530.1basic leucine-zipper 42,LOC_Os02g49560.1bZIP transcription factor domain containing protein
GRMZM2G088441	0.78	33.30	5.41	3.38E-10	up	
GRMZM2G045155	0.27	11.66	5.44	0.019908066	up	AT3G29970.1B12D protein,LOC_Os07g41340.1B12D protein
GRMZM2G355752	2.00	89.52	5.48	0.010285596	up	AT3G22840.1Chlorophyll A-B binding family protein,LOC_Os07g08160.1early light-induced protein
GRMZM2G419643	0.52	23.56	5.50	0.011498856	up	
GRMZM2G068506	231.40	10482.48	5.50	1.14E-90	up	AT5G48300.1ADP glucose pyrophosphorylase 1,LOC_Os08g25734.2glucose-1-phosphate adenyllyltransferase large subunit
GRMZM2G093404	2.42	110.50	5.52	0.000562801	up	AT1G03790.1Zinc finger C-x8-C-x5-C-x3-H type family protein,LOC_Os05g45020.1zinc finger/CCCH transcription factor
GRMZM2G032955	1.59	72.75	5.52	5.55E-23	up	AT1G55190.1PRA1 (Prenylated rab acceptor) family protein,LOC_Os05g11120.1prenylated rab acceptor
GRMZM2G088543	0.26	12.06	5.53	0.000629629	up	,LOC_Os02g33790.1expressed protein
GRMZM5G869196	1.60	74.29	5.54	9.03E-13	up	AT1G76080.1chloroplastic drought-induced stress protein of 32 kD,LOC_Os07g29410.1thioredoxin
GRMZM2G434514	0.27	13.00	5.59	0.000307834	up	AT4G25433.1peptidoglycan-binding LysM domain-containing protein,LOC_Os03g02685.1lysM domain containing protein
GRMZM2G372440	1.93	96.15	5.64	0.000108251	up	AT5G04010.1F-box family protein,LOC_Os01g58670.1expressed protein
GRMZM2G325920	0.52	26.08	5.65	3.93E-10	up	
GRMZM2G423898	4.77	240.40	5.66	1.14E-12	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os11g17790.1
GRMZM2G113203	0.26	14.22	5.77	4.76E-08	up	AT3G21250.2multidrug resistance-associated protein 6,LOC_Os05g10730.1ABC transporter
GRMZM2G046520	0.26	14.63	5.81	0.000454503	up	AT1G19715.3Mannose-binding lectin superfamily protein,LOC_Os12g09700.1Jacalin-like lectin domain containing protein
GRMZM2G125130	4.73	272.72	5.85	2.38E-16	up	
GRMZM2G088273	0.26	15.77	5.92	5.76E-07	up	
GRMZM2G067419	0.53	34.63	6.03	0.012920295	up	
GRMZM2G059299	2.19	151.93	6.12	2.59E-08	up	AT1G78860.1D-mannose binding lectin protein with Apple-like carbohydrate-binding domain,LOC_Os01g72810.1secreted glycoprotein

GRMZM2G025959	1.08	77.88	6.17	2.56E-11	up	AT1G73040.1Mannose-binding lectin superfamily protein,LOC_Os12g14440.1Jacalin-like lectin domain containing protein
GRMZM2G480951	1.08	79.16	6.20	1.16E-16	up	
GRMZM5G882427	0.27	20.02	6.22	2.80E-07	up	AT5G61160.1anthocyanin 5-aromatic acyltransferase 1,LOC_Os04g54560.1transferase family protein
GRMZM2G175406	0.30	22.27	6.23	4.79E-07	up	
GRMZM5G890224	0.78	58.86	6.23	2.59E-17	up	AT5G22260.1RING/FYVE/PHD zinc finger superfamily protein,LOC_Os09g27620.1PHD-finger domain containing protein
GRMZM2G058358	7.77	587.79	6.24	3.30E-28	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os11g17790.1
GRMZM2G027627	1.13	88.61	6.29	5.32E-27	up	AT1G24180.1Thiamin diphosphate-binding fold (THDP-binding) superfamily protein,LOC_Os06g13720.1dehydrogenase E1 component domain containing protein
GRMZM2G586611	10.95	864.72	6.30	4.28E-48	up	
GRMZM2G018849	0.26	20.60	6.30	7.72E-08	up	AT3G27230.1S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferases superfamily protein,LOC_Os06g04680.1expressed protein
AC208440.3_FG004	0.83	66.00	6.32	1.68E-27	up	
AF546188.1_FG007	223.49	18793.94	6.39	5.55E-30	up	
GRMZM2G434506	0.26	22.15	6.41	0.045346928	up	AT3G05700.1Drought-responsive family protein,LOC_Os01g73960.1drought induced 19 protein
AF546188.1_FG005	157.71	14258.93	6.50	3.65E-40	up	
AF546188.1_FG003	6.81	620.51	6.51	1.01E-81	up	
GRMZM2G514469	4.57	432.65	6.56	3.26E-64	up	
GRMZM2G514485	0.56	53.60	6.59	8.10E-16	up	
GRMZM2G044585	0.52	51.45	6.63	2.49E-09	up	
GRMZM2G309832	0.26	27.81	6.74	7.09E-13	up	
AC212227.3_FG006	0.30	32.64	6.78	4.27E-19	up	AT4G25630.1fibrillarin 2,LOC_Os05g08360.1rRNA 2-O-methyltransferase fibrillarin 2
GRMZM2G459484	0.27	29.72	6.79	1.20E-09	up	
GRMZM2G397678	76.12	8560.53	6.81	9.19E-16	up	
GRMZM2G514479	24.03	2811.71	6.87	8.05E-50	up	
AF546188.1_FG001	7.33	886.52	6.92	8.27E-48	up	
GRMZM2G346884	4.17	504.25	6.92	3.11E-44	up	
GRMZM2G397687	66.73	8180.94	6.94	8.96E-17	up	
GRMZM2G172327	0.54	67.26	6.96	2.24E-13	up	AT3G12720.1myb domain protein 67,LOC_Os07g31470.1MYB family transcription factor
GRMZM2G138689	53.72	6719.44	6.97	2.17E-23	up	,LOC_Os06g31060.1PROLM23 - Prolamin precursor
GRMZM2G518465	10.87	1374.41	6.98	2.02E-20	up	
GRMZM2G059620	8.64	1103.25	7.00	1.12E-21	up	

GRMZM2G002630	0.78	102.43	7.03	2.87E-11	up	AT3G21380.1Mannose-binding lectin superfamily protein,LOC_Os12g14440.1Jacalin-like lectin domain containing protein
GRMZM2G008341	53.80	7297.06	7.08	1.80E-51	up	
GRMZM2G141382	1.13	154.02	7.09	2.23E-37	up	AT5G05440.1Polyketide cyclase/dehydrase and lipid transport superfamily protein,LOC_Os01g61210.1bet v I allergen family protein
GRMZM2G060429	190.71	26449.16	7.12	2.61E-83	up	,LOC_Os06g31060.1PROLM23 - Prolamin precursor
GRMZM2G346897	49.00	6831.55	7.12	4.34E-27	up	
GRMZM2G160739	59.96	8397.44	7.13	8.45E-34	up	
GRMZM2G461650	46.65	6906.14	7.21	3.28E-26	up	
GRMZM2G169329	1.62	246.21	7.25	0.0078112	up	AT2G37970.1SOUL heme-binding family protein,LOC_Os01g63210.1SOUL heme-binding protein
GRMZM2G388461	2.12	325.96	7.26	1.15E-60	up	
GRMZM2G518638	174.89	26918.88	7.27	3.67E-70	up	
AF546187.1_FG001	15.64	2416.13	7.27	4.64E-30	up	
GRMZM2G064775	0.82	126.88	7.28	1.56E-40	up	AT1G19180.2jasmonate-zim-domain protein 1,LOC_Os03g08320.1ZIM domain containing protein
GRMZM2G346895	4.71	734.52	7.29	1.39E-34	up	
GRMZM2G404459	21.51	3392.45	7.30	1.31E-53	up	
GRMZM2G105954	2.67	425.58	7.32	6.37E-76	up	AT3G19270.1cytochrome P450, family 707 subfamily A
AF546188.1_FG002	7.33	1171.64	7.32	7.24E-104	up	
GRMZM2G024993	36.53	5905.58	7.34	5.57E-105	up	AT1G32900.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os06g04200.1starch synthase
GRMZM2G487882	49.30	8027.03	7.35	2.80E-56	up	
GRMZM2G545000	21.76	3570.75	7.36	6.77E-54	up	
GRMZM2G487900	49.64	8197.16	7.37	5.64E-78	up	
GRMZM2G044627	0.30	51.35	7.44	1.28E-13	up	AT1G05510.1Protein of unknown function (DUF1264),LOC_Os05g49440.2DUF1264 domain containing protein
GRMZM2G045387	6.01	1059.97	7.46	3.58E-61	up	
GRMZM2G012806	11.99	2116.85	7.46	2.29E-26	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os12g36210.1
GRMZM2G044625	45.39	8072.12	7.47	4.20E-57	up	
GRMZM2G477697	0.30	54.00	7.51	0.001759171	up	AT5G46900.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os10g40460.1LTPL141 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM2G025763	0.52	97.81	7.55	3.10E-25	up	
GRMZM2G008913	35.74	6860.37	7.58	5.66E-80	up	
GRMZM2G385787	0.26	50.90	7.61	0.002821956	up	
GRMZM2G026939	10.16	1991.73	7.61	1.31E-53	up	

GRMZM2G078798	0.52	103.02	7.63	2.28E-13	up	AT1G02400.1gibberellin 2-oxidase 6,LOC_Os05g06670.1gibberellin 2-oxidase
GRMZM2G384528	0.30	64.00	7.75	3.97E-11	up	AT4G14540.1nuclear factor Y, subunit B3LOC_Os07g41580.1
GRMZM2G063536	5.52	1216.40	7.78	1.60E-36	up	,LOC_Os01g07300.2uncharacterized 50.6 kDa protein in the 5region of gyrA and gyrB
GRMZM2G044152	26.60	6036.66	7.83	2.21E-36	up	
GRMZM2G353272	7.96	1806.93	7.83	3.86E-63	up	
GRMZM2G005633	2.67	675.15	7.98	3.54E-21	up	AT3G54420.1homolog of carrot EP3-3 chitinase,LOC_Os04g41680.1CHIT3 - Chitinase family protein precursor
GRMZM2G353268	1.35	358.25	8.05	6.57E-63	up	
AF546188.1_FG006	0.52	206.02	8.63	3.45E-54	up	
GRMZM2G085260	1.12	450.74	8.65	3.23E-37	up	AT1G47980.1,LOC_Os04g33150.1desiccation-related protein PCC13-62 precursor
AF546187.1_FG007	1.56	710.15	8.83	4.43E-36	up	
GRMZM5G874369	0.79	392.32	8.96	1.23E-43	up	
AF546187.1_FG009	0.00	31.83	Inf (+)	3.39E-13	up	AT4G02550.3,LOC_Os03g53590.1expressed protein
GRMZM5G824221	0.00	22.38	Inf (+)	9.05E-13	up	
GRMZM5G888791	0.00	16.52	Inf (+)	4.22E-12	up	AT5G44480.1NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein,LOC_Os08g03570.1NAD dependent epimerase/dehydratase family protein
AF546187.1_FG002	0.00	18.33	Inf (+)	5.90E-12	up	
AC197705.4_FG003	0.00	51.30	Inf (+)	1.50E-11	up	AT5G01300.1PEBP (phosphatidylethanolamine-binding protein) family protein,LOC_Os05g39250.1phosphatidylethanolamine-binding protein
GRMZM2G154687	0.00	13.33	Inf (+)	5.81E-09	up	AT4G18550.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os05g49840.1phospholipase
GRMZM2G325118	0.00	11.80	Inf (+)	5.81E-09	up	,LOC_Os11g37270.1AMBIP1 - Antimicrobial peptide MBP-1 family protein precursor
GRMZM2G042692	0.00	14.12	Inf (+)	8.98E-09	up	AT5G50740.1Heavy metal transport/detoxification superfamily protein ,LOC_Os07g20340.1heavy metal-associated domain containing protein
GRMZM2G465728	0.00	17.48	Inf (+)	1.09E-08	up	AT1G11320.1,LOC_Os10g30210.1expressed protein
GRMZM2G013128	0.00	14.51	Inf (+)	1.95E-08	up	AT3G52490.1Double Clip-N motif-containing P-loop nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein,LOC_Os04g23220.1expressed protein
GRMZM2G166015	0.00	15.71	Inf (+)	1.97E-08	up	,
GRMZM2G404599	0.00	10.49	Inf (+)	3.82E-07	up	,LOC_Os06g04210.1expressed protein
GRMZM2G429928	0.00	11.45	Inf (+)	2.63E-06	up	AT5G67470.1formin homolog 6,LOC_Os10g20710.1formin-like protein 6 precursor
GRMZM5G809523	0.00	17.60	Inf (+)	2.66E-06	up	

GRMZM2G137964	0.00	8.30	Inf (+)	3.27E-06	up	
GRMZM2G056369	0.00	8.56	Inf (+)	4.87E-06	up	AT3G21720.1isocitrate lyase,LOC_Os07g34520.1isocitrate lyase
GRMZM2G082055	0.00	32.29	Inf (+)	2.65E-05	up	
GRMZM2G353195	0.00	9.55	Inf (+)	3.20E-05	up	AT1G09900.1Pentatricopeptide repeat (PPR-like) superfamily protein,LOC_Os03g21780.1pentatricopeptide repeat domain containing protein
GRMZM2G093286	0.00	8.72	Inf (+)	7.08E-05	up	AT2G46660.1cytochrome P450, family 78 subfamily A
GRMZM2G035944	0.00	7.74	Inf (+)	0.000105209	up	AT5G60970.1TEOSINTE BRANCHED 1, cycloidea and PCF transcription factor 5LOC_Os05g43760.1
GRMZM2G465689	0.00	6.23	Inf (+)	0.000439725	up	,LOC_Os03g56070.1expressed protein
GRMZM2G318882	0.00	11.78	Inf (+)	0.000644879	up	AT5G42510.1Disease resistance-responsive (dirigent-like protein) family protein,LOC_Os07g01620.1dirigent
AC197699.3_FG004	0.00	7.37	Inf (+)	0.000712642	up	
GRMZM2G114320	0.00	10.12	Inf (+)	0.000713441	up	
GRMZM2G113480	0.00	8.14	Inf (+)	0.000744673	up	,LOC_Os06g22390.1expressed protein
GRMZM2G113844	0.00	11.98	Inf (+)	0.000817651	up	AT1G19250.1flavin-dependent monooxygenase 1,LOC_Os04g14690.1flavin-containing monooxygenase family protein
GRMZM2G053120	0.00	6.60	Inf (+)	0.000926292	up	
GRMZM2G058144	0.00	7.69	Inf (+)	0.001308612	up	
GRMZM2G072488	0.00	6.84	Inf (+)	0.001954897	up	AT3G63470.1serine carboxypeptidase-like 40,LOC_Os09g28840.1OsSCP43 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G502563	0.00	5.86	Inf (+)	0.001996186	up	
GRMZM2G077436	0.00	9.01	Inf (+)	0.002043945	up	AT5G24120.1sigma factor E,LOC_Os05g50930.1RNA polymerase sigma factor
GRMZM2G162622	0.00	15.89	Inf (+)	0.002233423	up	,LOC_Os01g41140.1THION18 - Plant thionin family protein precursor
GRMZM2G060937	0.00	5.52	Inf (+)	0.002801339	up	AT1G65680.1expansin B2,LOC_Os06g45290.1pollen allergen
GRMZM2G371462	0.00	9.75	Inf (+)	0.003235809	up	,LOC_Os10g22050.1expressed protein
GRMZM2G426888	0.00	4.57	Inf (+)	0.004119241	up	AT1G08070.1Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein,LOC_Os06g02400.1OsFBO18 - F-box and other domain containing protein
GRMZM2G103610	0.00	5.02	Inf (+)	0.004389783	up	AT1G30300.1Metallo-hydrolase/oxidoreductase superfamily protein,LOC_Os03g44140.1OsWAK26 - OsWAK receptor-like protein kinase
GRMZM5G881398	0.00	5.54	Inf (+)	0.005312837	up	
GRMZM2G130728	0.00	4.31	Inf (+)	0.006202512	up	AT3G62160.1HXXXD-type acyl-transferase family protein,LOC_Os05g19910.1transferase family protein

GRMZM2G163304	0.00	5.32	Inf (+)	0.006405231	up	AT5G47610.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os02g01700.1RNA recognition motif containing protein
GRMZM2G106177	0.00	8.36	Inf (+)	0.006422239	up	AT1G10030.1homolog of yeast ergosterol28,LOC_Os12g43670.1ergosterol biosynthetic protein 28
AC233861.1_FG001	0.00	5.00	Inf (+)	0.006524478	up	AT5G56040.2Leucine-rich receptor-like protein kinase family protein,LOC_Os09g30190.1receptor-like protein kinase 2 precursor
GRMZM5G808300	0.00	5.58	Inf (+)	0.007286561	up	
GRMZM5G892242	0.00	6.84	Inf (+)	0.009542841	up	
GRMZM2G497928	0.00	4.95	Inf (+)	0.011869542	up	
GRMZM2G031033	0.00	12.49	Inf (+)	0.01327346	up	AT3G10020.1,LOC_Os11g05170.1expressed protein
GRMZM2G059159	0.00	4.91	Inf (+)	0.015466699	up	
GRMZM2G326250	0.00	6.21	Inf (+)	0.016595356	up	AT1G04580.1aldehyde oxidase 4,LOC_Os10g04860.1aldehyde oxidase
GRMZM2G143756	0.00	6.57	Inf (+)	0.01758971	up	AT3G55090.1ABC-2 type transporter family protein,LOC_Os01g61940.1white-brown complex homolog protein
GRMZM2G329047	0.00	4.29	Inf (+)	0.017915956	up	AT1G55670.1photosystem I subunit G,LOC_Os09g30340.1photosystem I reaction center subunit
GRMZM5G850013	0.00	4.37	Inf (+)	0.021780291	up	
GRMZM2G008196	0.00	6.20	Inf (+)	0.021901022	up	AT5G64260.1EXORDIUM like 2,LOC_Os06g11650.1phosphate-induced protein 1 conserved region domain containing protein
GRMZM5G853479	0.00	4.97	Inf (+)	0.022866885	up	AT3G62100.1indole-3-acetic acid inducible 30,LOC_Os01g18360.1OsIAA4 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G550442	0.00	5.30	Inf (+)	0.024394595	up	
GRMZM2G077375	0.00	6.54	Inf (+)	0.025859665	up	AT5G53390.1O-acyltransferase (WSD1-like) family protein,LOC_Os01g48874.1wax synthase
GRMZM5G813516	0.00	3.36	Inf (+)	0.027826292	up	
GRMZM2G138937	0.00	4.61	Inf (+)	0.028030177	up	AT1G47980.1,LOC_Os04g33150.1desiccation-related protein PCC13-62 precursor
GRMZM2G119999	0.00	5.18	Inf (+)	0.030604029	up	AT4G40060.1homeobox protein 16,LOC_Os10g23090.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G463280	0.00	3.42	Inf (+)	0.032520734	up	AT1G32060.1phosphoribulokinase,LOC_Os02g47020.1phosphoribulokinase/Uridine kinase family protein
GRMZM2G002961	0.00	4.25	Inf (+)	0.032646599	up	AT4G19040.1ENHANCED DISEASE RESISTANCE 2,LOC_Os02g01270.1START domain containing protein
GRMZM2G316148	0.00	4.31	Inf (+)	0.036105995	up	,LOC_Os03g62770.1expressed protein
GRMZM2G084859	0.00	12.72	Inf (+)	0.036805179	up	AT2G22860.1phytosulfokine 2 precursor,LOC_Os03g12990.1phytosulfokines precursor

GRMZM2G170351	0.00	3.72	Inf (+)	0.036925074	up	AT1G80290.2Nucleotide-diphospho-sugar transferases superfamily protein,LOC_Os06g49150.1exostosin
GRMZM5G874608	0.00	4.63	Inf (+)	0.037756193	up	
GRMZM6G446684	0.00	4.31	Inf (+)	0.038414742	up	
GRMZM2G045103	0.00	3.73	Inf (+)	0.038950916	up	
GRMZM2G112039	9.87	0.00	Inf (-)	0.000564007	down	AT1G59740.1Major facilitator superfamily protein,LOC_Os04g36040.1peptide transporter PTR2
GRMZM5G847449	7.56	0.00	Inf (-)	0.013550521	down	
GRMZM2G075272	5.19	0.00	Inf (-)	0.017802802	down	
GRMZM2G353444	7.10	0.00	Inf (-)	0.022224605	down	AT2G30550.2alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os05g32380.1phospholipase
GRMZM5G831025	5.96	0.00	Inf (-)	0.031062217	down	
GRMZM2G339159	5.20	0.00	Inf (-)	0.035545891	down	

DEGs de18 a 8 DAP rispetto de18 a 12 DAP; Log2 Fold Change ≥ 4 , α minore o uguale di 0.05						
gene	Mean de18_8DAP	Mean de18_12DAP	log2 FoldChange	padj	DEG	BestHit
GRMZM2G469380	10546.30	1.21	-13.09	5.69E-19	down	AT2G39050.1hydroxyproline-rich glycoprotein family protein,LOC_Os07g48490.2stress responsive protein
GRMZM2G006601	636.11	0.35	-10.84	1.26E-05	down	,LOC_Os06g45320.1DEFL27 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G481086	252.07	0.29	-9.77	0.001239569	down	
GRMZM2G097719	591.77	0.86	-9.42	2.75E-14	down	,LOC_Os02g20130.1DEFL72 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G457396	810.88	1.62	-8.96	0.000695428	down	
GRMZM2G009489	142.01	0.29	-8.94	3.87E-05	down	
GRMZM2G175207	444.99	1.04	-8.74	9.44E-16	down	
GRMZM2G149899	1024.71	2.54	-8.65	7.98E-07	down	
GRMZM2G101584	1867.55	4.81	-8.60	3.50E-09	down	AT2G02100.1low-molecular-weight cysteine-rich 69,
GRMZM2G069820	221.68	0.58	-8.59	0.000249732	down	
GRMZM5G870955	252.21	0.70	-8.50	0.000154619	down	
AC209356.4_FG001	331.11	0.93	-8.48	1.68E-12	down	
GRMZM2G117940	90.62	0.35	-8.01	9.66E-06	down	AT1G74670.1Gibberellin-regulated family protein,LOC_Os03g14550.1GASR1 - Gibberellin-regulated GASA/GAST/Snakin family protein precursor
GRMZM2G145466	1060.84	4.16	-7.99	9.62E-08	down	
GRMZM2G000679	360.65	1.44	-7.97	0.000216144	down	
GRMZM2G099408	85.51	0.35	-7.95	1.06E-05	down	AT1G65300.1AGAMOUS-like 38,LOC_Os01g18440.1OsMADS89 - MADS-box family gene with M-gamma type-box
GRMZM2G069698	1280.23	5.38	-7.89	2.41E-10	down	
GRMZM2G175165	846.69	3.88	-7.77	4.37E-17	down	,ChrUn.fgenes.h.mRNA.41hypothetical protein
GRMZM2G020657	70.15	0.35	-7.66	1.51E-10	down	AT5G50260.1Cysteine proteinases superfamily protein,LOC_Os11g14900.1thiol protease SEN102 precursor
GRMZM2G052548	303.18	1.56	-7.60	0.007586524	down	
GRMZM2G112792	120.67	0.63	-7.57	0.001672222	down	AT2G46750.1D-arabinono-1,4-lactone oxidase family proteinLOC_Os08g02230.1
GRMZM5G815477	1232.77	7.06	-7.45	9.80E-10	down	
GRMZM2G001497	46.33	0.29	-7.33	1.73E-10	down	AT4G19970.1,LOC_Os01g69160.1regulatory protein
GRMZM2G558948	96.90	0.69	-7.13	1.29E-08	down	
GRMZM2G116386	1453.33	10.66	-7.09	9.20E-14	down	AT1G28580.1GDLS-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os01g46220.1GDLS-like lipase/acylhydrolase
GRMZM5G822888	37.91	0.29	-7.04	0.048785879	down	
GRMZM2G151162	33.76	0.29	-6.87	2.42E-05	down	,LOC_Os01g66260.1expressed protein
GRMZM2G041317	147.38	1.27	-6.85	7.77E-05	down	,LOC_Os03g31510.1cysteine proteinase inhibitor 8 precursor
GRMZM2G112855	412.69	3.65	-6.82	0.000223718	down	
GRMZM2G355761	3477.25	31.02	-6.81	2.04E-10	down	
GRMZM2G050994	39.08	0.35	-6.80	0.03753858	down	
AC195058.3_FG003	184.23	1.68	-6.78	0.000783542	down	
GRMZM2G080263	2722.92	25.85	-6.72	3.23E-06	down	

AC213432.2_FG004	589.02	5.62	-6.71	5.86E-32	down	AT5G38610.1Plant invertase/pectin methylesterase inhibitor superfamily protein,LOC_Os08g25070.1PME/invertase inhibitor
GRMZM2G167733	267.92	2.67	-6.65	6.70E-10	down	AT1G23340.1Protein of Unknown Function (DUF239),LOC_Os06g45920.12mEBE-1 protein
GRMZM2G024024	28.68	0.29	-6.64	1.17E-08	down	AT2G33580.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os02g09960.1LYK8
AC194298.3_FG005	158.66	1.62	-6.61	0.000479766	down	
GRMZM2G149869	2914.19	30.08	-6.60	1.02E-05	down	AT1G49435.1low-molecular-weight cysteine-rich 16,LOC_Os02g53590.1DEFL71 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G067463	32.48	0.35	-6.53	3.20E-06	down	AT5G25190.1Integrase-type DNA-binding superfamily protein,LOC_Os04g56150.1AP2 domain containing protein
GRMZM2G013481	25.92	0.29	-6.49	1.86E-10	down	AT4G12840.2Protein of unknown function (DUF707),LOC_Os01g69050.1lysine ketoglutarate reductase trans-splicing related 1
GRMZM2G355742	2931.16	33.94	-6.43	6.20E-10	down	AT2G29210.1splicing factor PWI domain-containing protein,
GRMZM2G046086	759.34	8.96	-6.41	1.08E-19	down	
GRMZM2G323925	2861.54	33.80	-6.40	4.42E-09	down	
AC203847.3_FG009	2969.03	35.38	-6.39	2.00E-06	down	
AC203847.3_FG004	3081.62	38.06	-6.34	1.39E-09	down	
GRMZM2G465188	91.94	1.15	-6.32	8.99E-26	down	AT3G02210.1COBRA-like protein 1 precursor,LOC_Os05g32110.1COBRA
GRMZM2G323553	26.16	0.35	-6.24	3.35E-06	down	AT1G76590.1PLATZ transcription factor family protein,LOC_Os06g41930.1zinc-binding protein
GRMZM2G573952	450.04	6.01	-6.23	1.03E-13	down	
GRMZM2G140302	2377.93	32.00	-6.22	1.21E-19	down	
GRMZM2G478034	90.82	1.28	-6.15	3.54E-16	down	
GRMZM2G037012	42.92	0.63	-6.08	4.56E-13	down	AT3G06840.1,LOC_Os05g29080.1expressed protein
GRMZM5G869984	293.17	4.45	-6.04	0.011420906	down	
GRMZM2G137369	1730.83	26.53	-6.03	2.76E-15	down	
GRMZM2G368827	79.22	1.28	-5.95	1.80E-05	down	AT5G13170.1senescence-associated gene 29,LOC_Os08g42350.1nodulin MtN3 family protein
GRMZM2G102161	17.50	0.29	-5.92	0.000182427	down	AT1G24260.2K-box region and MADS-box transcription factor family protein ,LOC_Os03g11614.1OsMADS1 - MADS-box family gene with MIKCC type-box
GRMZM2G128333	298.05	4.93	-5.92	1.11E-06	down	AT3G12700.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os05g48330.1aspartyl protease family protein
GRMZM2G496821	765.63	12.73	-5.91	1.96E-08	down	
GRMZM2G025133	17.19	0.29	-5.90	9.91E-06	down	AT1G32583.1,LOC_Os10g14020.1TPD1
GRMZM2G054900	20.31	0.35	-5.87	0.000248649	down	AT4G33050.2calmodulin-binding family protein,LOC_Os01g38980.2calmodulin-binding protein

AC209257.4_FG004	154.53	2.66	-5.86	0.002392811	down	,LOC_Os01g61360.1DEFL4 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G088861	294.73	5.15	-5.84	2.60E-38	down	AT5G21090.1Leucine-rich repeat (LRR) family protein,LOC_Os01g59440.1BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1-associated receptor kinase 1 precursor
GRMZM2G133382	472.53	8.32	-5.83	7.11E-12	down	
GRMZM2G034709	19.35	0.35	-5.79	1.43E-07	down	AT1G03140.1splicing factor Prp18 family protein,LOC_Os07g38420.1pre-mRNA-splicing factor
GRMZM2G364375	15.58	0.29	-5.76	2.36E-05	down	AT4G21380.1receptor kinase 3,LOC_Os01g57510.1receptor protein kinase
GRMZM2G412986	53.01	0.99	-5.75	5.08E-13	down	AT3G18170.1Glycosyltransferase family 61 protein,LOC_Os06g28124.1glycosyltransferase
GRMZM2G060444	15.37	0.29	-5.74	0.002557482	down	AT3G61150.1homeodomain GLABROUS 1,LOC_Os09g35760.1homeobox and START domains containing protein
GRMZM2G095452	15.17	0.29	-5.72	2.87E-05	down	AT1G79960.1ovate family protein 14,LOC_Os10g29610.1DUF623 domain containing protein
AC185611.3_FG001	36.15	0.69	-5.71	3.91E-10	down	,LOC_Os07g41400.1EGG APPARATUS-1
GRMZM2G472096	33.24	0.64	-5.70	0.000480723	down	AT2G24840.1AGAMOUS-like 61,LOC_Os02g06860.1OsMADS80 - MADS-box family gene with M-alpha type-box
GRMZM2G046686	47.58	0.93	-5.68	2.50E-07	down	AT1G50460.1hexokinase-like 1,LOC_Os05g31110.1hexokinase
GRMZM2G174975	17.23	0.35	-5.64	0.000384979	down	AT1G56670.1GDSL-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os01g22780.2GDSL-like lipase/acylhydrolase
GRMZM2G097349	17.19	0.35	-5.62	6.31E-06	down	AT1G69780.1Homeobox-leucine zipper protein family,LOC_Os03g07450.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G430902	14.01	0.29	-5.60	0.001397759	down	AT3G54780.1Zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein,LOC_Os11g46000.1von Willebrand factor type A domain containing protein
AC225564.3_FG003	61.56	1.27	-5.60	3.39E-17	down	AT1G45976.1S-ribonuclease binding protein 1,LOC_Os03g15730.1S-RNase-binding protein
GRMZM2G386229	191.56	3.99	-5.59	1.70E-11	down	AT5G18860.1inosine-uridine preferring nucleoside hydrolase family protein,LOC_Os05g33630.1inosine-uridine preferring nucleoside hydrolase family protein
GRMZM2G008247	16.55	0.35	-5.58	0.009794975	down	AT5G44640.1beta glucosidase 13,LOC_Os04g39880.1Os4bglu12 - beta-glucosidase
GRMZM2G031468	29.47	0.63	-5.54	2.25E-08	down	AT5G66800.1,LOC_Os02g52490.1expressed protein
GRMZM2G342246	1172.41	25.51	-5.52	6.48E-28	down	AT1G65680.1expansin B2,LOC_Os10g40720.1expansin precursor
GRMZM5G898364	45.27	0.99	-5.52	6.64E-11	down	

GRMZM2G079957	79.52	1.79	-5.48	0.000130021	down	AT1G04240.1AUX/IAA transcriptional regulator family protein,LOC_Os12g40900.1OsIAA31 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G068701	57.04	1.33	-5.42	4.46E-10	down	AT4G37390.1Auxin-responsive GH3 family protein,LOC_Os07g40290.1OsGH3.8 - Probable indole-3-acetic acid-amido synthetase
GRMZM2G022974	14.42	0.35	-5.38	9.51E-05	down	AT3G59680.1,LOC_Os04g41860.1expressed protein
GRMZM2G412601	14.22	0.35	-5.34	0.000140957	down	AT4G30960.1SOS3-interacting protein 3,LOC_Os08g34240.1CAMK_KIN1/SNF1/Nim1_like.33 - CAMK includes calcium/calmodulin dependent protein kinases
GRMZM2G112039	13.73	0.35	-5.29	0.000224475	down	AT1G59740.1Major facilitator superfamily protein,LOC_Os04g36040.1peptide transporter PTR2
GRMZM2G031624	73.94	1.91	-5.27	2.83E-06	down	AT2G35930.1plant U-box 23,LOC_Os12g06410.1U-box domain-containing protein
GRMZM2G122337	10.88	0.29	-5.24	0.00674371	down	AT1G60950.12Fe-2S ferredoxin-like superfamily protein,LOC_Os08g01380.12Fe-2S iron-sulfur cluster binding domain containing protein
GRMZM2G344606	26.23	0.70	-5.23	9.86E-05	down	,LOC_Os01g72720.1expressed protein
GRMZM5G805002	36.59	0.98	-5.22	1.07E-10	down	
GRMZM2G345189	275.04	7.42	-5.21	1.61E-05	down	,LOC_Os01g28230.1ZOS1-07 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G401821	23.10	0.63	-5.19	0.004486234	down	AT2G25180.1response regulator 12,LOC_Os02g08500.1two-component response regulator
GRMZM2G152822	105.44	2.90	-5.19	3.22E-08	down	AT4G14540.1nuclear factor Y, subunit B3LOC_Os05g49780.1
GRMZM2G046111	146.44	4.06	-5.17	4.74E-10	down	AT2G01610.1Plant invertase/pectin methylesterase inhibitor superfamily protein,LOC_Os10g10560.1invertase/pectin methylesterase inhibitor family protein
GRMZM2G175499	208.68	5.78	-5.17	1.47E-28	down	AT4G33220.1pectin methylesterase 44,LOC_Os08g34900.1pectinesterase
GRMZM2G701066	12.64	0.35	-5.17	0.000845071	down	
GRMZM2G064910	10.28	0.29	-5.16	0.000648841	down	
GRMZM2G372553	80.95	2.32	-5.12	0.025631949	down	,LOC_Os07g10535.1expressed protein
GRMZM2G315601	4683.66	134.33	-5.12	3.12E-21	down	
GRMZM2G100452	214.85	6.18	-5.12	1.40E-35	down	AT3G47800.1Galactose mutarotase-like superfamily protein,LOC_Os03g26430.1aldose 1-epimerase
GRMZM2G332259	45.27	1.33	-5.09	5.43E-10	down	AT4G15800.1ralf-like 33,LOC_Os01g15320.1RALFL9 - Rapid Alkalinization Factor RALF family protein precursor
GRMZM2G166622	74.28	2.19	-5.08	6.73E-08	down	AT1G08280.1Glycosyltransferase family 29 (sialyltransferase) family protein,LOC_Os12g05550.1sialyltransferase family domain containing protein

GRMZM2G018375	143.20	4.23	-5.08	0.025600053	down	AT5G54770.1thiazole biosynthetic enzyme, chloroplast (ARA6) (THI1) (THI4)LOC_Os07g34570.1
GRMZM2G174739	11.69	0.35	-5.08	0.000134163	down	AT5G65090.1DNAse I-like superfamily protein,LOC_Os05g41000.1endonuclease/exonuclease/phosphatase family domain containing protein
GRMZM2G128992	9.71	0.29	-5.07	0.006816619	down	AT5G10770.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os02g48860.1aspartic proteinase nepenthesin-2 precursor
GRMZM2G025989	11.76	0.35	-5.07	0.001303546	down	AT2G30130.1Lateral organ boundaries (LOB) domain family protein,LOC_Os05g27980.1DUF260 domain containing protein
GRMZM2G474602	9.53	0.29	-5.05	0.009469	down	
GRMZM2G177812	23.10	0.70	-5.04	5.94E-08	down	AT1G17840.1white-brown complex homolog protein 11,LOC_Os04g44610.1white-brown complex homolog protein 11
GRMZM2G701020	11.26	0.35	-5.02	0.001594557	down	AT2G24090.1Ribosomal protein L35,LOC_Os06g43900.1ribosomal protein L35
GRMZM2G166711	164.92	5.09	-5.02	9.67E-24	down	AT2G28660.1Chloroplast-targeted copper chaperone protein,LOC_Os08g31340.1heavy metal-associated domain containing protein
AC199820.4_FG006	323.07	10.08	-5.00	9.61E-18	down	AT5G61620.1myb-like transcription factor family protein,LOC_Os06g07650.1myb-like DNA-binding domain
AC205006.3_FG010	9.22	0.29	-5.00	0.00409257	down	
GRMZM5G823762	9.19	0.29	-5.00	0.002583658	down	
GRMZM2G157202	31.32	0.99	-4.99	0.01178302	down	AT1G51090.1Heavy metal transport/detoxification superfamily protein ,LOC_Os10g14050.1expressed protein
GRMZM2G387603	41.85	1.34	-4.97	1.27E-06	down	,LOC_Os05g46420.1expressed protein
GRMZM2G139372	10.84	0.35	-4.97	0.006260374	down	AT2G16910.1basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein,LOC_Os02g02820.1helix-loop-helix DNA-binding domain containing protein
GRMZM2G380291	10.80	0.35	-4.96	0.000779139	down	,LOC_Os11g44890.1expressed protein
GRMZM2G339663	156.98	5.09	-4.95	8.70E-17	down	
GRMZM2G076987	60.56	1.97	-4.94	6.30E-16	down	AT4G23180.1cysteine-rich RLK (RECEPTOR-like protein kinase) 10,LOC_Os07g35290.1TKL_IRAK_DUF26-lc.10 - DUF26 kinases have homology to DUF26 containing loci
GRMZM2G369703	17.72	0.58	-4.94	0.00025982	down	AT5G53020.1Ribonuclease P protein subunit P38-related,LOC_Os01g36970.1expressed protein
AC205471.4_FG008	20.96	0.70	-4.91	8.43E-06	down	AT2G42800.1receptor like protein 29,LOC_Os05g45430.1TOO MANY MOUTHS precursor

GRMZM2G107003	272.48	9.11	-4.90	7.86E-06	down	AT5G14920.1Gibberellin-regulated family protein,LOC_Os04g39110.1GASR4 - Gibberellin-regulated GASA/GAST/Snakin family protein precursor
GRMZM2G331283	19.05	0.64	-4.90	0.014951806	down	AT1G58360.1amino acid permease 1,LOC_Os06g36210.1amino acid transporter
GRMZM5G812528	8.58	0.29	-4.90	0.003630974	down	
GRMZM2G301516	10.43	0.35	-4.90	0.004132066	down	
GRMZM2G135108	18.78	0.63	-4.89	7.96E-05	down	AT4G11290.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os05g06970.1peroxidase precursor
GRMZM2G153985	8.52	0.29	-4.89	0.00203724	down	
GRMZM5G889152	18.74	0.63	-4.88	0.001942618	down	AT2G47430.1Signal transduction histidine kinase,LOC_Os06g08450.1histidine kinase
GRMZM2G144464	135.83	4.63	-4.88	8.53E-09	down	AT2G35615.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os01g08330.1aspartic proteinase nepenthesin-1 precursor
GRMZM2G441541	181.57	6.25	-4.86	4.21E-07	down	AT5G47910.1respiratory burst oxidase homologue D,LOC_Os11g33120.1respiratory burst oxidase
GRMZM2G576752	26.79	0.92	-4.86	0.003156036	down	AT1G21240.1wall associated kinase 3,LOC_Os06g07330.1OsWAK63 - OsWAK receptor-like protein kinase
GRMZM2G110511	20.34	0.70	-4.86	0.047495764	down	AT2G15480.1UDP-glucosyl transferase 73B5,LOC_Os04g46980.1cis-zeatin O-glucosyltransferase
GRMZM2G016890	55.40	1.91	-4.86	0.00253914	down	AT2G44450.1beta glucosidase 15,LOC_Os04g39880.1Os4bglu12 - beta-glucosidase
GRMZM2G509325	8.34	0.29	-4.86	0.00665451	down	
GRMZM2G137485	561.60	19.57	-4.84	2.16E-07	down	
GRMZM5G849022	9.91	0.35	-4.84	0.001039432	down	
GRMZM2G054658	75.72	2.67	-4.83	3.68E-07	down	,LOC_Os04g31250.1DEFL49 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM5G858784	9.95	0.35	-4.83	0.018339963	down	AT1G30100.1nine-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 5,LOC_Os03g44380.19-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 1
GRMZM2G357112	27.91	0.99	-4.82	0.000651098	down	AT2G35980.1Late embryogenesis abundant (LEA) hydroxyproline-rich glycoprotein family,LOC_Os07g14700.1harpin-induced protein 1 domain containing protein
GRMZM5G836320	8.15	0.29	-4.82	0.012334367	down	
GRMZM2G422419	8.13	0.29	-4.82	0.0411892	down	AT1G56150.1SAUR-like auxin-responsive protein family ,LOC_Os12g43110.1OsSAUR58 - Auxin-responsive SAUR gene family member
GRMZM2G160523	271.10	9.63	-4.82	5.64E-34	down	AT1G73880.1UDP-glucosyl transferase 89B1,LOC_Os04g55680.1indole-3-acetate beta-glucosyltransferase

GRMZM2G121700	47.45	1.69	-4.81	3.81E-16	down	AT1G14130.12-oxoglutarate (2OG) and Fe(II)-dependent oxygenase superfamily protein,LOC_Os04g39980.1gibberellin 20 oxidase 2
GRMZM5G816457	33.87	1.21	-4.81	1.36E-05	down	AT5G56270.1WRKY DNA-binding protein 2,LOC_Os04g39570.1WRKY35
GRMZM2G173715	17.74	0.64	-4.80	4.84E-05	down	
AC187899.3_FG002	23.92	0.86	-4.79	0.001071746	down	
GRMZM5G803812	7.89	0.29	-4.77	0.013342062	down	AT1G69780.1Homeobox-leucine zipper protein family,LOC_Os10g26500.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G107268	42.79	1.57	-4.77	0.01516172	down	
GRMZM2G400156	50.43	1.85	-4.77	0.000409144	down	AT5G20820.1SAUR-like auxin-responsive protein family ,LOC_Os08g35110.1OsSAUR33 - Auxin-responsive SAUR gene family member
GRMZM2G063426	26.91	0.99	-4.77	3.99E-08	down	AT3G17950.1,LOC_Os02g50050.1expressed protein
AC217358.3_FG009	7.84	0.29	-4.77	0.008644277	down	AT1G09630.1RAB GTPase 11C,LOC_Os03g62600.1ras-related protein
GRMZM2G053338	99.19	3.65	-4.76	0.000287145	down	AT4G37390.1Auxin-responsive GH3 family protein,LOC_Os07g40290.1OsGH3.8 - Probable indole-3-acetic acid-amido synthetase
GRMZM2G048353	3546.02	132.66	-4.74	2.90E-15	down	
GRMZM2G167338	7.67	0.29	-4.73	0.01708906	down	AT5G16850.1telomerase reverse transcriptase,LOC_Os12g19549.1telomerase reverse transcriptase
GRMZM2G025240	34.01	1.28	-4.73	9.54E-09	down	AT5G03170.1FASCICLIN-like arabinogalactan-protein 11,LOC_Os01g47780.1fasciclin domain containing protein
GRMZM2G444845	9.20	0.35	-4.73	0.003866229	down	AT5G07220.1BCL-2-associated athanogene 3,LOC_Os06g03640.1BAG domain containing protein
GRMZM2G108135	7.44	0.29	-4.69	0.003117656	down	AT1G48320.1Thioesterase superfamily protein,LOC_Os03g48480.1thioesterase family protein
GRMZM2G403395	8.83	0.35	-4.67	0.01029493	down	
GRMZM2G104634	36.56	1.44	-4.67	1.71E-08	down	
AC233903.1_FG002	24.67	0.98	-4.65	6.99E-07	down	,LOC_Os04g41080.1zinc finger
GRMZM2G154320	7.22	0.29	-4.65	0.038703452	down	AT5G66870.1ASYMMETRIC LEAVES 2-like 1,LOC_Os03g41600.1DUF260 domain containing protein
GRMZM2G017533	14.44	0.58	-4.65	0.000629195	down	AT4G15240.1Protein of unknown function (DUF604),LOC_Os08g04300.1fringe-related protein
GRMZM5G845613	273.70	10.95	-4.64	1.46E-24	down	
GRMZM2G036009	15.76	0.63	-4.63	0.000404683	down	
GRMZM5G826666	15.46	0.64	-4.60	1.50E-05	down	
GRMZM2G114992	88.21	3.64	-4.60	0.014913223	down	AT1G21695.1hydroxyproline-rich glycoprotein family protein,LOC_Os03g62330.1expressed protein
GRMZM2G453139	210.49	8.73	-4.59	6.76E-09	down	AT4G14819.1Protein of unknown function (DUF1677),LOC_Os10g28700.1expressed protein
GRMZM2G007784	3620.05	151.18	-4.58	2.13E-12	down	

GRMZM2G119468	16.25	0.69	-4.55	0.000304801	down	AT5G51920.1Pyridoxal phosphate (PLP)-dependent transferases superfamily protein,LOC_Os08g43180.1expressed protein
GRMZM2G104260	39.34	1.68	-4.55	2.18E-08	down	AT5G25190.1Integrase-type DNA-binding superfamily protein,LOC_Os04g56150.1AP2 domain containing protein
GRMZM2G391639	6.74	0.29	-4.55	0.018101367	down	
GRMZM2G126096	8.11	0.35	-4.53	0.002066027	down	,LOC_Os02g14500.1expressed protein
GRMZM2G082372	23.95	1.04	-4.52	1.97E-07	down	AT4G28556.1PAK-box/P21-Rho-binding family protein,LOC_Os01g68890.1P21-Rho-binding domain containing protein
GRMZM2G001602	15.85	0.69	-4.52	0.000375461	down	
GRMZM2G143989	7.90	0.35	-4.51	0.023811476	down	
GRMZM2G019363	29.07	1.28	-4.51	0.004242314	down	AT2G37210.2lysine decarboxylase family protein,LOC_Os09g37540.1uncharacterized protein PA4923
GRMZM2G060023	277.21	12.21	-4.50	5.61E-06	down	AT1G13130.1Cellulase (glycosyl hydrolase family 5) protein,LOC_Os02g38260.1glycosyl hydrolase family 5 protein
GRMZM2G050108	266.57	11.75	-4.50	1.34E-17	down	AT1G56430.1nicotianamine synthase 4,LOC_Os07g48980.1nicotianamine synthase
GRMZM2G136139	7.94	0.35	-4.50	0.03145089	down	AT4G09510.1cytosolic invertase 2,LOC_Os04g35280.1neutral/alkaline invertase
GRMZM2G052948	7.89	0.35	-4.49	0.023827729	down	AT4G31170.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os02g07790.1serine/threonine-protein kinase HT1
GRMZM2G068330	105.57	4.75	-4.48	1.29E-15	down	AT2G02540.1homeobox protein 21,LOC_Os11g13930.1ZF-HD protein dimerisation region containing protein
GRMZM2G055257	97.37	4.38	-4.47	4.26E-09	down	AT5G04820.1ovate family protein 13,LOC_Os04g33870.1DUF623 domain containing protein
GRMZM2G094510	131.17	6.07	-4.43	2.98E-08	down	,LOC_Os06g05420.1expressed protein
GRMZM2G136453	213.86	9.91	-4.43	2.89E-06	down	AT5G50400.1purple acid phosphatase 27,LOC_Os08g41880.1nucleotide pyrophosphatase/phosphodiesterase
GRMZM2G091540	238.44	11.06	-4.43	0.002414547	down	AT1G51760.1peptidase M20/M25/M40 family protein,LOC_Os01g51060.1hydrolase
GRMZM2G141574	5287.88	245.72	-4.43	1.01E-08	down	
GRMZM2G059165	33.47	1.56	-4.43	0.007911419	down	AT4G34980.1subtilisin-like serine protease 2,LOC_Os07g48650.1OsSub54 - Putative Subtilisin homologue
GRMZM2G700896	655.60	30.51	-4.43	0.00082029	down	
AC233851.1_FG011	7.44	0.35	-4.42	0.02266773	down	AT5G09280.1Pectin lyase-like superfamily protein,LOC_Os08g18970.1pectate lyase family protein
AC198017.3_FG007	1058.21	49.30	-4.42	0.000216679	down	

GRMZM2G459503	7.43	0.35	-4.42	0.031582447	down	AT1G55790.1Domain of unknown function (DUF2431),LOC_Os09g30210.1expressed protein
GRMZM2G113002	209.25	9.79	-4.42	5.68E-08	down	AT2G28840.1XB3 ortholog 1 in Arabidopsis thaliana,LOC_Os03g16780.1ankyrin repeat family protein
GRMZM2G120008	854.57	40.19	-4.41	3.41E-09	down	
GRMZM2G463493	90.54	4.29	-4.40	3.41E-06	down	AT5G56040.2Leucine-rich receptor-like protein kinase family protein,LOC_Os01g07560.1receptor-like protein kinase 2 precursor
GRMZM2G040673	13.28	0.63	-4.39	0.000483947	down	AT3G52525.1ovate family protein 6,LOC_Os04g48830.1DUF623 domain containing protein
GRMZM2G332483	1237.96	59.77	-4.37	0.000138817	down	
AC212156.4_FG009	175.97	8.52	-4.37	6.45E-08	down	
GRMZM5G885126	13.10	0.63	-4.37	0.039905144	down	
GRMZM2G077170	121.15	5.90	-4.36	1.14E-11	down	
GRMZM2G069098	42.61	2.08	-4.36	3.32E-10	down	AT1G47530.1MATE efflux family protein,LOC_Os10g11860.1MATE efflux family protein
GRMZM2G077495	320.84	15.68	-4.35	9.64E-24	down	AT3G60670.1PLATZ transcription factor family protein,LOC_Os09g02790.1zinc-binding protein
GRMZM2G336057	43.35	2.14	-4.34	2.51E-10	down	
GRMZM2G076943	7.00	0.35	-4.34	0.022036795	down	AT4G23160.1cysteine-rich RLK (RECEPTOR-like protein kinase) 8,LOC_Os07g35680.1TKL_IRAK_DUF26-lc22 - DUF26 kinases have homology to DUF26 containing loci
GRMZM2G119766	248.92	12.33	-4.34	1.21E-10	down	AT2G17230.1EXORDIUM like 5,LOC_Os06g04250.1phosphate-induced protein 1 conserved region domain containing protein
GRMZM2G072557	6.98	0.35	-4.33	0.005590666	down	
GRMZM2G145440	84.95	4.22	-4.33	1.43E-08	down	AT1G71830.1somatic embryogenesis receptor-like kinase 1,LOC_Os11g31530.1BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1-associated receptor kinase 1 precursor
GRMZM2G180454	37.98	1.90	-4.32	0.00012626	down	
GRMZM2G084552	60.06	3.01	-4.32	0.013915415	down	
GRMZM2G041141	18.31	0.92	-4.31	0.003437235	down	AT1G49780.1plant U-box 26,LOC_Os02g34410.1U-box domain-containing protein
GRMZM2G039538	227.09	11.48	-4.31	0.00203386	down	AT2G05920.1Subtilase family protein,LOC_Os07g39020.1OsSub53 - Putative Subtilisin homologue
GRMZM2G118269	19.48	0.99	-4.31	0.008643484	down	
GRMZM2G027797	5.63	0.29	-4.29	0.032638373	down	AT3G27640.1Transducin/WD40 repeat-like superfamily protein,LOC_Os03g49200.1WD domain
GRMZM2G077895	11.22	0.58	-4.28	0.000326479	down	AT4G16146.1cAMP-regulated phosphoprotein 19-related protein,LOC_Os03g19220.2expressed protein
GRMZM2G002559	63.96	3.30	-4.28	2.03E-13	down	AT1G50660.1,LOC_Os04g53350.1expressed protein
GRMZM2G342856	12.21	0.63	-4.27	0.005187321	down	AT2G32030.1Acyl-CoA N-acyltransferases (NAT) superfamily protein,LOC_Os03g58010.1acetyltransferase
GRMZM2G075386	41.00	2.14	-4.26	9.13E-09	down	,LOC_Os06g49290.1acanthoscurrin-1 precursor

GRMZM2G024350	187.87	9.81	-4.26	4.25E-07	down	AT3G62160.1HXXXD-type acyl-transferase family protein,LOC_Os04g11810.1transferase family protein
GRMZM2G150091	1154.23	60.58	-4.25	6.38E-05	down	AT1G19730.1Thioredoxin superfamily protein,LOC_Os07g08840.1thioredoxin
GRMZM2G055279	16.46	0.86	-4.25	0.000288195	down	AT2G26975.1Ctr copper transporter family,LOC_Os04g33900.1ctr copper transporter family protein
AC209257.4_FG003	12.13	0.64	-4.25	0.001467291	down	AT5G58530.1Glutaredoxin family protein,LOC_Os05g39450.1glutaredoxin
GRMZM5G889769	18.77	0.99	-4.25	0.000200792	down	AT2G17420.1NADPH-dependent thioredoxin reductase A,LOC_Os02g48290.1thioredoxin reductase 2
GRMZM2G146380	29.50	1.56	-4.24	2.02E-06	down	AT3G04060.1NAC domain containing protein 46,LOC_Os02g36880.1No apical meristem protein
GRMZM2G172642	18.54	0.98	-4.24	0.001789453	down	AT4G12420.1Cupredoxin superfamily protein,LOC_Os08g05820.1monocopper oxidase
GRMZM2G134260	29.35	1.56	-4.23	2.00E-06	down	AT5G06710.1homeobox from Arabidopsis thaliana,LOC_Os06g04870.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G378106	266.35	14.27	-4.22	2.38E-05	down	AT2G14960.1Auxin-responsive GH3 family protein,LOC_Os07g40290.1OsGH3.8 - Probable indole-3-acetic acid-amido synthetase
GRMZM2G401835	93.01	4.99	-4.22	4.55E-09	down	AT4G16110.1response regulator 2,LOC_Os02g08500.1two-component response regulator
GRMZM2G079430	70.22	3.77	-4.22	1.46E-05	down	
GRMZM2G008064	318.40	17.20	-4.21	1.60E-23	down	AT1G14590.1Nucleotide-diphospho-sugar transferase family protein,LOC_Os03g03730.1regulatory protein
GRMZM2G350621	162.54	8.81	-4.21	3.42E-05	down	,LOC_Os01g28230.1ZOS1-07 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM5G856688	12.79	0.70	-4.20	0.001601629	down	
GRMZM2G099944	127.84	6.99	-4.19	1.42E-05	down	AT5G23860.1tubulin beta 8,LOC_Os03g56810.1tubulin/FtsZ domain containing protein
GRMZM2G369485	17.96	0.99	-4.18	1.54E-05	down	AT4G04950.1thioredoxin family protein,LOC_Os10g35720.1OsGrx_S17 - glutaredoxin subgroup II
GRMZM2G137525	17.87	0.99	-4.18	4.26E-05	down	AT5G22250.1Polynucleotidyl transferase, ribonuclease H-like superfamily proteinLOC_Os10g03530.1
GRMZM2G488346	16.64	0.92	-4.17	0.000398265	down	
GRMZM5G887468	6.24	0.35	-4.17	0.008426436	down	
GRMZM2G011896	83.34	4.63	-4.17	8.17E-06	down	AT1G72180.1Leucine-rich receptor-like protein kinase family protein,LOC_Os11g12530.1receptor-like protein kinase 5 precursor
GRMZM2G082633	45.29	2.54	-4.15	0.006524915	down	AT1G27480.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os03g52010.1lecithin cholesterol acyltransferase

GRMZM2G116614	18.45	1.04	-4.15	0.000295155	down	AT1G19180.1jasmonate-zim-domain protein 1,LOC_Os09g26780.1zinc-finger protein
GRMZM2G027472	4726.65	267.52	-4.14	5.55E-09	down	
GRMZM2G093139	33.73	1.91	-4.14	0.000116768	down	AT3G04350.1Plant protein of unknown function (DUF946),LOC_Os03g51150.1expressed protein
GRMZM5G844509	33.65	1.91	-4.14	1.31E-07	down	
GRMZM2G703322	11.22	0.64	-4.14	0.001027428	down	
GRMZM2G038024	46.75	2.67	-4.13	0.01144886	down	
GRMZM2G459363	12.20	0.70	-4.13	0.001247358	down	AT3G10320.1Glycosyltransferase family 61 protein,LOC_Os07g46380.1glycosyltransferase
GRMZM2G010491	296.31	16.93	-4.13	8.05E-06	down	AT5G39950.1thioredoxin 2,LOC_Os07g09310.1thioredoxin
GRMZM5G818961	29.12	1.67	-4.12	6.84E-07	down	
GRMZM2G008593	6.09	0.35	-4.12	0.049830485	down	AT3G49220.1Plant invertase/pectin methylesterase inhibitor superfamily,LOC_Os02g18650.1pectinesterase
GRMZM2G401374	1687.21	97.97	-4.11	5.88E-10	down	AT5G47550.1Cystatin/monellin superfamily protein,LOC_Os03g31510.1cysteine proteinase inhibitor 8 precursor
GRMZM5G898796	33.46	1.97	-4.09	0.020991964	down	
GRMZM2G704285	10.80	0.64	-4.08	0.003306832	down	AT1G19100.1Histidine kinase-, DNA gyrase B- and HSP90-like ATPase family protein
GRMZM5G889326	39.84	2.37	-4.07	3.38E-05	down	AT1G50420.1scarecrow-like 3,LOC_Os05g31380.1GRAS family transcription factor containing protein
GRMZM2G050286	313.37	18.72	-4.06	3.96E-34	down	AT2G46330.1arabinogalactan protein 16,LOC_Os05g12580.1expressed protein
GRMZM2G133370	1496.75	90.49	-4.05	2.56E-07	down	
GRMZM2G086502	16.21	0.98	-4.05	7.28E-05	down	AT5G54280.2myosin 2,LOC_Os11g23220.1myosin
GRMZM5G823701	16.23	0.99	-4.04	0.000307841	down	
GRMZM2G155911	17.17	1.05	-4.03	9.11E-05	down	AT3G16520.3UDP-glucosyl transferase 88A1,LOC_Os07g32020.1UDP-glucuronosyl and UDP-glucosyl transferase domain containing protein
GRMZM2G066162	17.04	1.04	-4.03	3.11E-05	down	AT1G65610.1Six-hairpin glycosidases superfamily protein,LOC_Os04g41970.1endoglucanase
GRMZM2G166430	87.05	5.33	-4.03	0.020064241	down	AT1G79060.1,LOC_Os06g46250.1expressed protein
GRMZM5G815665	21.72	1.33	-4.03	0.002993371	down	AT3G55700.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os07g13810.1cytokinin-N-glucosyltransferase 1
GRMZM5G801624	16.85	1.04	-4.02	0.000887018	down	
GRMZM2G030465	5.61	0.35	-4.02	0.025122188	down	AT2G33310.2auxin-induced protein 13,LOC_Os02g56120.1OsIAA9 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member

AC203909.3_FG007	21.48	1.33	-4.01	3.75E-06	down	AT5G44390.1FAD-binding Berberine family protein,LOC_Os08g06170.1berberine and berberine like domain containing protein
GRMZM2G128531	173.64	10.77	-4.01	9.20E-07	down	AT2G27035.1early nodulin-like protein 20,LOC_Os07g02200.1plastocyanin-like domain containing protein
GRMZM2G137432	2.05	32.78	4.00	0.000119948	up	
GRMZM5G813516	1.13	18.19	4.01	1.32E-06	up	
GRMZM2G037308	1.58	25.53	4.01	4.38E-10	up	AT4G32000.2Protein kinase superfamily protein,LOC_Os02g08530.1protein kinase family protein
GRMZM2G312732	35.64	575.79	4.01	2.45E-16	up	,LOC_Os06g09600.1expressed protein
GRMZM2G119186	0.68	10.96	4.02	0.000138717	up	AT3G55120.1Chalcone-flavanone isomerase family protein,LOC_Os03g60509.2expressed protein
GRMZM2G088964	0.46	7.43	4.03	0.004549423	up	AT2G30070.1potassium transporter 1,LOC_Os09g27580.1potassium transporter
GRMZM2G702725	0.67	10.89	4.03	0.000106618	up	AT2G25970.1KH domain-containing protein,LOC_Os02g13130.2KH domain-containing protein
GRMZM5G892242	0.45	7.32	4.03	0.02481336	up	
GRMZM2G462904	1.34	21.98	4.03	4.44E-07	up	
GRMZM2G135110	1.35	22.18	4.04	6.24E-06	up	
GRMZM2G103771	10.13	166.60	4.04	4.02E-25	up	AT4G16160.1Mitochondrial import inner membrane translocase subunit Tim17/Tim22/Tim23 family protein,LOC_Os01g19770.1mitochondrial import inner membrane translocase subunit Tim17
GRMZM2G125863	0.46	7.54	4.05	0.00155631	up	
GRMZM2G054245	0.45	7.41	4.05	0.026982043	up	
GRMZM2G035848	1.57	26.04	4.05	8.56E-09	up	AT3G22550.1Protein of unknown function (DUF581),LOC_Os07g07900.1expressed protein
GRMZM2G114320	0.45	7.48	4.06	0.009246294	up	
GRMZM2G371167	7.27	121.50	4.06	1.91E-24	up	AT3G49580.1response to low sulfur 1,LOC_Os02g03710.1UP-9A
GRMZM2G457562	0.68	11.33	4.07	0.002097675	up	AT5G61890.1Integrase-type DNA-binding superfamily protein,LOC_Os01g64790.1AP2 domain containing protein
GRMZM2G500150	0.68	11.48	4.07	0.000335198	up	
GRMZM2G167253	0.46	7.66	4.07	0.00087584	up	AT1G72180.1Leucine-rich receptor-like protein kinase family protein,LOC_Os01g65650.1receptor-like protein kinase HAIKU2 precursor
GRMZM2G354172	0.45	7.53	4.07	0.041778614	up	
GRMZM5G802816	3.63	61.03	4.07	7.74E-05	up	
GRMZM2G434557	0.46	7.66	4.07	0.044612316	up	AT3G43660.1Vacuolar iron transporter (VIT) family protein,LOC_Os04g59020.1integral membrane protein
GRMZM2G121115	1.14	19.17	4.07	3.72E-06	up	AT3G48360.1BTB and TAZ domain protein 2,LOC_Os04g40630.1BTB24 - Bric-a-Brac
GRMZM5G819847	0.44	7.42	4.07	0.033027409	up	

GRMZM2G114578	10.70	181.64	4.08	1.99E-06	up	AT4G05160.1AMP-dependent synthetase and ligase family protein,LOC_Os05g50300.1AMP-binding enzyme
GRMZM2G132450	3.85	65.60	4.09	3.64E-17	up	AT4G37340.1cytochrome P450, family 81 subfamily D
GRMZM5G843115	31.55	538.06	4.09	6.42E-17	up	
GRMZM2G016845	0.45	7.65	4.09	0.000674604	up	
GRMZM2G381576	6.78	115.75	4.09	2.98E-21	up	AT3G28580.1P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein,LOC_Os06g48250.1ATPase
GRMZM5G881398	0.46	7.81	4.10	0.00166297	up	
GRMZM2G008819	0.90	15.36	4.10	0.000195023	up	AT2G32300.1uclacyanin 1,LOC_Os06g11490.1plastocyanin-like domain containing protein
GRMZM5G878640	2.01	34.54	4.10	4.10E-09	up	
GRMZM2G150691	46.77	804.09	4.10	3.65E-48	up	AT5G63500.1Protein of unknown function (DUF 3339),LOC_Os11g30360.1expressed protein
GRMZM2G475059	0.45	7.77	4.12	0.044992659	up	AT1G10370.1Glutathione S-transferase family protein,LOC_Os10g38140.1glutathione S-transferase
GRMZM2G138949	0.45	7.78	4.12	0.004785096	up	AT3G56230.1BTB/POZ domain-containing protein,LOC_Os12g02030.1BTB9 - Bric-a-Brac
GRMZM2G079440	1.35	23.52	4.12	0.01983392	up	AT5G66400.1Dehydrin family protein,LOC_Os11g26780.1dehydrin
GRMZM2G128986	11.24	195.71	4.12	2.83E-16	up	AT4G10810.1,LOC_Os03g47210.1expressed protein
GRMZM2G150434	0.91	15.93	4.13	0.000144344	up	AT2G47770.1TSP0(outer membrane tryptophan-rich sensory protein)-related,LOC_Os05g05930.1peripheral-type benzodiazepine receptor
GRMZM5G825167	0.46	7.98	4.13	0.013039181	up	
GRMZM2G056442	0.23	4.00	4.13	0.03882913	up	AT5G45520.1Leucine-rich repeat (LRR) family protein,LOC_Os02g34490.1Leucine Rich Repeat family protein
AC215201.3_FG005	3.81	67.16	4.14	1.08E-19	up	AT2G28000.1chaperonin-60alpha,LOC_Os12g17910.1T-complex protein
GRMZM2G059622	1.35	23.96	4.15	1.32E-10	up	
GRMZM2G143512	6.09	107.97	4.15	9.20E-26	up	AT1G63440.1heavy metal atpase 5,LOC_Os04g46940.1copper-transporting ATPase 3
GRMZM2G326270	9.45	167.60	4.15	0.000366397	up	AT2G41250.1Haloacid dehalogenase-like hydrolase (HAD) superfamily protein,LOC_Os07g46520.1rhythmically expressed gene 2 protein
GRMZM2G171584	2.01	35.70	4.15	8.87E-09	up	
GRMZM2G038931	23.72	421.70	4.15	3.71E-08	up	AT5G24790.1Protein of unknown function, DUF599LOC_Os09g32100.1
GRMZM2G120584	1.78	31.78	4.15	1.97E-09	up	
GRMZM2G013920	0.91	16.30	4.16	1.81E-06	up	
GRMZM2G116082	0.68	12.15	4.17	0.00012674	up	
GRMZM2G339091	2.93	53.20	4.18	0.003835219	up	AT3G07990.1serine carboxypeptidase-like 27,LOC_Os05g18604.1OsSCP28 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue

GRMZM2G410757	0.90	16.33	4.19	6.04E-06	up	AT1G50732.1,LOC_Os05g03750.1expressed protein
GRMZM2G161905	3.83	69.76	4.19	4.34E-16	up	AT1G10370.1Glutathione S-transferase family protein,LOC_Os10g38740.1glutathione S-transferase
GRMZM2G028041	0.45	8.24	4.20	0.005726778	up	AT4G08150.1KNOTTED-like from Arabidopsis thaliana,LOC_Os07g03770.1Homeobox domain containing protein
GRMZM2G014038	0.68	12.43	4.20	4.29E-06	up	
GRMZM2G113480	0.46	8.39	4.20	0.002152347	up	,LOC_Os06g22390.1expressed protein
GRMZM2G149481	3.41	62.79	4.20	9.20E-15	up	AT2G21050.1like AUXIN RESISTANT 2,LOC_Os03g14080.1transmembrane amino acid transporter protein
GRMZM2G105741	1.34	24.77	4.20	6.93E-08	up	
GRMZM2G003947	4.50	83.14	4.21	6.95E-11	up	AT2G42190.1,LOC_Os09g31446.1expressed protein
GRMZM2G415206	0.23	4.22	4.21	0.041728906	up	
GRMZM2G032266	5.23	97.04	4.21	1.48E-20	up	AT1G62780.1,LOC_Os04g01540.1expressed protein
GRMZM2G001451	0.68	12.70	4.21	0.000472756	up	AT2G46940.1,LOC_Os01g18220.1expressed protein
GRMZM5G805973	4.94	91.78	4.22	2.46E-08	up	
GRMZM2G072890	38.45	714.73	4.22	4.11E-38	up	AT4G02380.1senescence-associated gene 21,LOC_Os01g21250.1late embryogenesis abundant protein
GRMZM2G017991	13.63	253.79	4.22	1.83E-39	up	AT3G44220.1Late embryogenesis abundant (LEA) hydroxyproline-rich glycoprotein family,LOC_Os02g33550.1harpin-induced protein 1 domain containing protein
GRMZM2G079638	44.79	834.54	4.22	6.33E-51	up	,LOC_Os01g20780.1anther-specific protein SF18 precursor
GRMZM2G318375	2.00	37.29	4.22	1.15E-13	up	
GRMZM2G122848	2.26	42.38	4.23	1.21E-13	up	AT5G08139.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os02g49550.1zinc finger
GRMZM2G015976	8.15	154.01	4.24	4.72E-23	up	AT5G23660.1homolog of Medicago truncatula MTN3,LOC_Os11g31190.1nodulin MtN3 family protein
GRMZM5G870533	0.90	17.14	4.26	9.25E-07	up	
GRMZM2G108259	18.96	363.53	4.26	3.09E-41	up	AT3G62600.1DNAJ heat shock family protein,LOC_Os05g06440.1dnaJ homolog subfamily B member 11 precursor
GRMZM2G170552	3.64	69.97	4.26	5.71E-09	up	AT5G58380.1SOS3-interacting protein 1,LOC_Os12g02200.1CAMK_KIN1/SNF1/Nim1_like.6 - CAMK includes calcium/calmodulin depeudent protein kinases
GRMZM2G472087	0.68	13.00	4.26	0.000348147	up	AT2G46220.1Uncharacterized conserved protein (DUF2358),LOC_Os01g12200.1expressed protein
AC219190.3_FG002	0.67	12.86	4.27	3.70E-05	up	AT4G38210.1expansin A20,LOC_Os06g41700.1expansin precursor
GRMZM2G474113	0.90	17.31	4.27	1.03E-05	up	AT4G15140.1,LOC_Os02g13980.1expressed protein
GRMZM2G344421	0.67	12.94	4.28	0.007350363	up	

GRMZM2G108133	4.72	91.52	4.28	2.73E-23	up	AT1G02850.2beta glucosidase 11,LOC_Os09g33680.1Os9bglu31 - beta-glucosidase
GRMZM2G096120	0.44	8.59	4.29	0.004491737	up	
GRMZM5G892452	1.81	35.29	4.29	1.23E-10	up	
GRMZM2G423686	0.67	13.09	4.29	0.000912702	up	
GRMZM2G129597	3.42	67.21	4.30	1.76E-14	up	
GRMZM2G048791	21.50	422.80	4.30	2.83E-41	up	,LOC_Os04g01560.1expressed protein
GRMZM2G457621	6.55	129.45	4.30	3.01E-15	up	AT3G04550.1,LOC_Os10g30870.1expressed protein
GRMZM2G540772	10.90	215.62	4.31	3.50E-05	up	AT1G53570.1mitogen-activated protein kinase kinase kinase 3,LOC_Os02g35010.1STE_MEKK_ste11_MAP3K.9 - STE kinases include homologs to sterile 7
GRMZM5G833939	0.23	4.58	4.33	0.022063257	up	
GRMZM2G354222	1.13	23.06	4.35	2.27E-05	up	AT4G18975.1Pentatricopeptide repeat (PPR) superfamily protein,LOC_Os07g36180.2pentatricopeptide
GRMZM2G534663	1.14	23.30	4.35	5.76E-07	up	
GRMZM2G349709	5.17	105.79	4.35	4.06E-24	up	AT4G38540.1FAD/NAD(P)-binding oxidoreductase family protein,LOC_Os04g34580.1FAD binding domain containing protein
GRMZM2G148404	2.94	60.15	4.35	1.96E-17	up	AT3G11600.1,LOC_Os12g06130.1expressed protein
GRMZM2G113894	0.23	4.70	4.37	0.013147233	up	
GRMZM2G359298	3.37	69.43	4.37	2.28E-07	up	AT4G12290.1Copper amine oxidase family protein,LOC_Os04g20164.1amine oxidase precursor
GRMZM2G068519	0.67	13.86	4.37	9.26E-05	up	
GRMZM2G170351	0.23	4.76	4.38	0.017072656	up	AT1G80290.2Nucleotide-diphospho-sugar transferases superfamily protein,LOC_Os06g49150.1exostosin
GRMZM2G076723	3.86	80.73	4.39	4.71E-09	up	AT1G77760.1nitrate reductase 1,LOC_Os08g36480.1nitrate reductase
GRMZM2G344418	21.92	463.96	4.40	3.79E-28	up	
GRMZM2G346693	1.82	38.81	4.41	4.31E-18	up	AT3G22200.2Pyridoxal phosphate (PLP)-dependent transferases superfamily protein,LOC_Os08g10510.1aminotransferase
GRMZM5G872907	0.23	4.85	4.41	0.008714763	up	
GRMZM2G113203	0.67	14.22	4.41	1.29E-07	up	AT3G21250.2multidrug resistance-associated protein 6,LOC_Os05g10730.1ABC transporter
GRMZM2G169539	25.61	545.91	4.41	1.41E-42	up	AT3G21690.1MATE efflux family protein,LOC_Os07g33310.1MATE efflux family protein
GRMZM2G104494	1.78	38.29	4.42	1.09E-09	up	AT3G22600.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os07g07930.1LTPL78 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM2G114260	0.22	4.74	4.43	0.040013925	up	
GRMZM2G099984	15.48	333.32	4.43	1.11E-15	up	AT3G05880.1Low temperature and salt responsive protein family,LOC_Os05g04700.1OsRCI2-6 - Hydrophobic protein LTI6B

GRMZM2G123180	0.23	4.93	4.43	0.012740105	up	
GRMZM2G170128	1.37	29.68	4.44	2.97E-12	up	AT3G21690.1MATE efflux family protein,LOC_Os03g37490.1MATE efflux family protein
GRMZM2G121400	0.46	9.89	4.44	0.009240141	up	
GRMZM2G380059	2.24	48.65	4.44	2.03E-13	up	
GRMZM2G318882	0.45	9.74	4.44	0.005075079	up	AT5G42510.1Disease resistance-responsive (dirigent-like protein) family protein,LOC_Os07g01620.1dirigent
GRMZM2G415208	0.91	19.85	4.44	0.001711967	up	
GRMZM2G438803	0.45	9.75	4.44	0.000504776	up	AT2G44310.1Calcium-binding EF-hand family protein,LOC_Os09g31040.1EF hand family protein
GRMZM2G093404	4.07	88.72	4.44	0.002276457	up	AT1G03790.1Zinc finger C-x8-C-x5-C-x3-H type family protein,LOC_Os05g45020.1zinc finger/CCCH transcription factor
GRMZM2G043521	20.41	445.81	4.45	1.88E-36	up	AT5G45690.1Protein of unknown function (DUF1264),LOC_Os01g54520.1DUF1264 domain containing protein
GRMZM2G426888	0.23	4.99	4.45	0.002628486	up	AT1G08070.1Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein,LOC_Os06g02400.1OsFBO18 - F-box and other domain containing protein
GRMZM2G073326	0.90	19.99	4.47	2.68E-07	up	
GRMZM2G416105	0.22	4.87	4.47	0.015063457	up	AT5G02640.1,LOC_Os05g02900.1expressed protein
GRMZM2G134717	0.68	14.96	4.47	4.71E-07	up	AT4G28500.1NAC domain containing protein 73,LOC_Os01g48130.2no apical meristem protein
GRMZM2G031660	26.40	588.40	4.48	1.63E-20	up	AT1G61820.1beta glucosidase 46,LOC_Os04g43410.1Os4bglu18 - monolignol beta-glucoside homologue
GRMZM2G167953	0.23	5.09	4.48	0.043556064	up	
GRMZM5G810647	2.01	45.21	4.49	1.26E-13	up	
GRMZM2G146283	84.27	1918.31	4.51	6.59E-62	up	AT5G60200.1TARGET OF MONOPTEROS 6,LOC_Os07g32510.1dof zinc finger domain containing protein
GRMZM2G479318	24.93	573.40	4.52	1.28E-26	up	,LOC_Os08g35650.1expressed protein
AC206519.2_FG001	0.46	10.53	4.53	0.0003303	up	
GRMZM2G158647	4.09	94.46	4.53	8.94E-23	up	AT5G52870.1,LOC_Os01g43510.1expressed protein
GRMZM2G437345	0.23	5.28	4.53	0.009448496	up	
GRMZM2G137147	0.46	10.58	4.54	3.30E-05	up	
GRMZM5G820337	0.46	10.66	4.55	0.000151482	up	
GRMZM5G854655	16.77	394.56	4.56	3.58E-18	up	AT3G53150.1UDP-glucosyl transferase 73D1,LOC_Os04g44240.1cytokinin-O-glucosyltransferase 3
GRMZM2G075562	3.81	89.97	4.56	1.23E-10	up	AT5G48250.1B-box type zinc finger protein with CCT domain,LOC_Os02g49230.2CCT/B-box zinc finger protein
GRMZM5G895796	0.22	5.22	4.57	0.010682778	up	
GRMZM6G175135	14.52	345.01	4.57	1.08E-17	up	
GRMZM2G002396	0.23	5.44	4.58	0.02264578	up	AT4G15610.1Uncharacterised protein family (UPF0497),LOC_Os07g26110.1membrane associated DUF588 domain containing protein

GRMZM2G020761	1.34	32.08	4.58	4.86E-06	up	AT2G46950.1cytochrome P450, family 709 subfamily B
GRMZM2G472234	0.23	5.50	4.59	0.04985461	up	AT5G21280.1hydroxyproline-rich glycoprotein family protein,
GRMZM2G086474	0.23	5.51	4.59	0.015278434	up	AT3G24140.1basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein,LOC_Os02g46560.1helix-loop-helix DNA-binding protein
GRMZM2G012340	0.45	10.83	4.59	0.002459279	up	AT4G26555.1FKBP-like peptidyl-prolyl cis-trans isomerase family protein,LOC_Os02g10590.1peptidyl-prolyl cis-trans isomerase
AC216264.3_FG001	0.46	11.03	4.60	0.000185609	up	AT2G22990.5sinapoylglucose 1,LOC_Os11g42390.1OsSCP64 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G354525	0.90	21.87	4.60	0.000120793	up	AT1G54320.1LEM3 (ligand-effect modulator 3) family protein / CDC50 family protein,LOC_Os06g45430.1cell cycle control protein
AC194854.3_FG005	0.68	16.44	4.60	7.79E-06	up	
GRMZM5G896456	4.74	116.28	4.62	0.00419151	up	
GRMZM2G486343	0.44	10.90	4.63	0.003232861	up	
AC195340.3_FG004	2.95	73.07	4.63	1.55E-17	up	AT5G42710.1,LOC_Os03g56430.1expressed protein
AC202181.3_FG010	1.14	28.35	4.64	6.96E-10	up	AT4G03110.1RNA-binding protein-defense related 1,LOC_Os01g71200.1RNA recognition motif containing protein
GRMZM2G155956	0.68	17.05	4.64	1.53E-05	up	
GRMZM2G153358	0.68	17.11	4.66	2.52E-06	up	AT1G21460.1Nodulin MtN3 family protein,LOC_Os05g35140.1nodulin MtN3 family protein
GRMZM2G589598	1.13	28.99	4.68	7.84E-08	up	
GRMZM2G018873	4.52	115.77	4.68	3.71E-17	up	AT3G15760.1,LOC_Os06g40210.1expressed protein
GRMZM2G479567	1.12	28.80	4.68	1.11E-10	up	
GRMZM2G117250	0.45	11.60	4.69	0.005368558	up	AT2G19130.1S-locus lectin protein kinase family protein,LOC_Os07g36780.1S-domain receptor-like protein kinase
GRMZM2G176375	10.18	264.74	4.70	1.68E-25	up	AT3G22600.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os07g07930.1LTPL78 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM2G048782	4.10	106.84	4.70	1.86E-12	up	
GRMZM2G037411	14.20	371.58	4.71	2.51E-33	up	AT5G55590.1Pectin lyase-like superfamily protein,LOC_Os07g41650.1pectinesterase
GRMZM6G303298	0.90	23.46	4.71	2.69E-09	up	
GRMZM2G435049	2.96	77.82	4.72	5.03E-07	up	,LOC_Os03g30060.1expressed protein
GRMZM2G093755	3.16	83.55	4.72	2.26E-23	up	AT3G51000.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os12g43970.1hydrolase
GRMZM2G125243	5.22	138.27	4.73	1.11E-26	up	AT3G12250.1TGACG motif-binding factor 6,LOC_Os01g59350.1transcription factor
GRMZM2G499709	0.22	5.85	4.73	0.025458361	up	

GRMZM2G163514	0.46	12.16	4.74	0.002081548	up	AT5G23570.1XS domain-containing protein / XS zinc finger domain-containing protein-related,LOC_Os12g09580.1leafbladeless1
GRMZM2G061941	0.23	6.09	4.74	0.0031215	up	AT5G65170.1VQ motif-containing protein,LOC_Os02g51740.1VQ domain containing protein
GRMZM2G056015	0.23	6.14	4.75	0.031219427	up	
GRMZM2G078540	0.23	6.15	4.75	0.001542466	up	
AC209080.3_FG004	0.68	18.60	4.76	4.47E-08	up	
GRMZM2G107570	2.05	56.01	4.77	8.77E-07	up	AT5G45690.1Protein of unknown function (DUF1264),LOC_Os01g52830.1DUF1264 domain containing protein
GRMZM2G062650	230.01	6293.57	4.77	1.55E-33	up	AT5G61430.1NAC domain containing protein 100,LOC_Os04g38720.1no apical meristem protein
GRMZM2G021459	2.25	61.92	4.78	1.97E-13	up	,LOC_Os04g36820.1expressed protein
GRMZM2G112894	0.89	24.53	4.79	0.001528795	up	AT1G11915.1,LOC_Os06g25950.1expressed protein
GRMZM2G115422	3.16	87.72	4.79	1.72E-07	up	AT2G39980.1HXXD-type acyl-transferase family protein,LOC_Os01g63480.1transferase family protein
AC233952.1_FG008	1.13	31.51	4.80	2.84E-12	up	AT2G45120.1C2H2-like zinc finger protein,LOC_Os07g40780.1ZOS7-11 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G080516	3.62	101.76	4.81	4.56E-09	up	AT4G17500.1ethylene responsive element binding factor 1,LOC_Os04g46220.1ethylene-responsive transcription factor
GRMZM2G397651	2.70	76.79	4.83	2.22E-20	up	AT3G09070.1Protein of unknown function (DUF740),LOC_Os11g48050.1expressed protein
GRMZM2G353195	0.46	13.15	4.85	7.17E-06	up	AT1G09900.1Pentatricopeptide repeat (PPR-like) superfamily protein,LOC_Os03g21780.1pentatricopeptide repeat domain containing protein
GRMZM2G511288	3.38	97.90	4.86	9.00E-06	up	
GRMZM2G091656	0.23	6.60	4.86	0.022151916	up	AT3G03450.1RGA-like 2,LOC_Os11g06180.1nodulation-signaling pathway 2 protein
GRMZM2G072488	0.44	12.81	4.86	0.00012674	up	AT3G63470.1serine carboxypeptidase-like 40,LOC_Os09g28840.1OsSCP43 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G128354	1.81	53.10	4.88	5.05E-12	up	
GRMZM2G092925	1.12	33.14	4.88	2.03E-11	up	AT5G50720.1HVA22 homologue E,LOC_Os08g36440.1HVA22
GRMZM2G807267	5.63	169.80	4.91	8.75E-12	up	AT3G52720.1alpha carbonic anhydrase 1,LOC_Os04g33660.1bifunctional monodehydroascorbate reductase and carbonic anhydrasenectarin-3 precursor
GRMZM2G387199	3.19	97.18	4.93	6.08E-24	up	
GRMZM2G030123	4.95	151.00	4.93	3.39E-13	up	AT4G29100.1basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein,LOC_Os05g14010.1ethylene-responsive protein related
GRMZM2G137174	9.68	295.38	4.93	4.08E-21	up	AT2G26560.1phospholipase A 2A,LOC_Os01g67310.1patatin

GRMZM2G436703	0.22	6.73	4.93	0.015855909	up	AT5G42560.1Absciscic acid-responsive (TB2/DP1, HVA22) family proteinLOC_Os03g14610.1
GRMZM5G830346	0.91	27.98	4.94	8.71E-13	up	
GRMZM2G396527	0.23	7.00	4.94	0.007584256	up	AT2G46680.1homeobox 7,LOC_Os02g43330.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G020433	0.23	7.06	4.95	0.031933786	up	AT5G64560.2magnesium transporter 9,LOC_Os02g28810.1ribosomal protein
GRMZM2G175910	0.22	6.90	4.97	0.017271379	up	AT2G16890.2UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os09g16030.1cytokinin-O-glucosyltransferase 1
GRMZM2G497438	0.68	21.45	4.97	8.42E-10	up	AT1G27450.2adenine phosphoribosyl transferase 1,LOC_Os02g27960.1expressed protein
GRMZM2G457346	1.59	49.84	4.97	1.95E-19	up	AT2G21820.1,LOC_Os08g29600.1seed maturation protein PM41
GRMZM2G032095	0.46	14.32	4.97	0.000640202	up	AT4G34510.13-ketoacyl-CoA synthase 17,LOC_Os09g19650.13-ketoacyl-CoA synthase precursor
GRMZM2G107306	0.68	21.72	4.99	3.53E-05	up	AT2G01770.1vacuolar iron transporter 1,LOC_Os04g38940.1integral membrane protein
GRMZM2G158013	1.58	50.59	5.00	2.14E-07	up	AT3G51895.1sulfate transporter 3,1LOC_Os01g52130.1
GRMZM2G399183	1.13	36.34	5.00	3.46E-12	up	AT1G32470.1Single hybrid motif superfamily protein,LOC_Os10g37180.1glycine cleavage system H protein
GRMZM2G368890	0.90	28.88	5.01	0.019405541	up	AT2G02130.1low-molecular-weight cysteine-rich 68,LOC_Os04g11195.1gamma thionin family domain containing protein
GRMZM2G043162	0.23	7.37	5.01	0.014832378	up	AT1G60950.12Fe-2S ferredoxin-like superfamily protein,LOC_Os08g01380.12Fe-2S iron-sulfur cluster binding domain containing protein
GRMZM2G030995	0.22	7.36	5.06	0.002970162	up	
GRMZM2G407790	0.22	7.36	5.06	0.01090611	up	
GRMZM5G811516	0.23	7.64	5.07	0.001437866	up	
GRMZM2G410975	0.23	7.71	5.08	0.001218229	up	,LOC_Os11g31060.1IQ calmodulin-binding and BAG domain containing protein
GRMZM2G141806	0.23	7.78	5.09	0.004766988	up	
GRMZM2G052111	0.46	15.63	5.10	0.003891859	up	AT5G65700.1Leucine-rich receptor-like protein kinase family protein,LOC_Os05g51740.1receptor protein kinase CLAVATA1 precursor
GRMZM2G125268	45.94	1574.96	5.10	3.46E-72	up	AT3G48000.1aldehyde dehydrogenase 2B4,LOC_Os02g49720.3aldehyde dehydrogenase
GRMZM2G127379	7.35	253.47	5.11	1.36E-06	up	AT3G04070.2NAC domain containing protein 47,LOC_Os12g03040.1no apical meristem protein
GRMZM2G562532	0.23	7.87	5.11	0.00031318	up	

GRMZM2G035444	0.23	8.07	5.14	0.010999358	up	AT5G44550.1Uncharacterised protein family (UPF0497),LOC_Os12g41690.1membrane associated DUF588 domain containing protein
GRMZM2G086294	1657.80	58894.10	5.15	1.50E-82	up	,
GRMZM2G030116	0.45	16.05	5.16	3.60E-06	up	
GRMZM2G091201	4.99	179.09	5.16	1.55E-20	up	AT5G04760.1Duplicated homeodomain-like superfamily protein,LOC_Os05g37060.1MYB family transcription factor
GRMZM2G166833	0.91	33.28	5.19	4.79E-16	up	AT2G33590.1NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein,LOC_Os06g41840.1reductase
GRMZM2G175047	0.23	8.45	5.21	0.001339072	up	
GRMZM5G811908	0.68	25.08	5.21	8.67E-08	up	AT5G37660.2plasmodesmata-located protein 7,LOC_Os02g50200.1cysteine-rich repeat secretory protein precursor
GRMZM2G027871	1.81	67.41	5.22	1.57E-16	up	
GRMZM5G872230	1.35	50.43	5.22	6.51E-09	up	
GRMZM2G448656	0.22	8.24	5.23	0.000698883	up	AT2G27830.1,LOC_Os06g04480.1expressed protein
GRMZM2G039477	0.90	34.14	5.24	7.65E-10	up	AT5G43150.1,LOC_Os04g56309.1expressed protein
GRMZM2G141810	104.63	3960.15	5.24	8.31E-46	up	AT4G24670.1tryptophan aminotransferase related 2,LOC_Os01g07500.1alliin lyase precursor
GRMZM2G116640	0.23	8.63	5.24	0.000643101	up	AT1G68390.1Core-2/l-branching beta-1,6-N-acetylglucosaminyltransferase family proteinLOC_Os02g22160.1
GRMZM2G131165	5.86	224.49	5.26	3.99E-27	up	AT5G48930.1hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/quinic acid hydroxycinnamoyl transferase,LOC_Os09g25460.1transferase family protein
GRMZM2G161274	34.14	1316.33	5.27	1.27E-29	up	
GRMZM2G052145	0.90	34.86	5.28	4.95E-19	up	
GRMZM2G337238	62.92	2451.74	5.28	7.21E-48	up	
GRMZM2G172574	0.68	26.38	5.29	1.87E-11	up	AT1G07645.1desiccation-induced 1VOC superfamily protein,LOC_Os03g16940.1glyoxalase family protein
GRMZM5G882427	0.46	18.12	5.31	2.46E-07	up	AT5G61160.1anthocyanin 5-aromatic acyltransferase 1,LOC_Os04g54560.1transferase family protein
GRMZM2G423137	0.68	26.99	5.32	4.55E-13	up	AT3G61870.1,LOC_Os02g03010.1expressed protein
GRMZM2G144034	0.23	9.17	5.33	0.015774328	up	AT4G19970.1,LOC_Os03g63270.1regulatory protein
GRMZM2G018558	1.13	45.84	5.34	4.77E-09	up	AT4G30920.1Cytosol aminopeptidase family protein,LOC_Os02g55140.1leucine aminopeptidase
GRMZM2G502822	0.45	18.16	5.34	1.88E-06	up	
GRMZM2G129761	10.40	425.37	5.35	1.63E-52	up	AT1G48130.11-cysteine peroxiredoxin 1,LOC_Os07g44430.1peroxiredoxin
GRMZM5G807747	28.33	1167.62	5.37	1.56E-25	up	
GRMZM2G080079	3.84	159.37	5.38	1.27E-32	up	AT1G74410.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os02g50990.2RING-H2 finger protein ATL1Q

GRMZM2G409245	1.36	56.68	5.38	6.58E-22	up	AT4G22580.1Exostosin family protein,LOC_Os10g40559.1exostosin family domain containing protein
GRMZM5G896708	0.23	9.51	5.38	0.021712146	up	
GRMZM2G137816	1.35	57.47	5.41	2.60E-09	up	AT5G67370.1Protein of unknown function (DUF1230),LOC_Os03g32490.1DUF1230 domain containing protein
AC203779.5_FG014	1.14	48.46	5.41	0.000633836	up	
GRMZM2G085711	21.63	922.13	5.41	6.60E-73	up	
GRMZM2G090962	35.98	1540.21	5.42	6.82E-24	up	
GRMZM2G337229	61.14	2618.45	5.42	4.71E-44	up	AT4G25140.1oleosin 1,LOC_Os04g46200.1oleosin
GRMZM2G071228	0.23	9.81	5.43	5.33E-05	up	AT1G03910.1,LOC_Os03g58590.1expressed protein
GRMZM2G042253	1.34	58.54	5.45	3.69E-21	up	AT1G26230.1TCP-1/cpn60 chaperonin family protein,ChrSy.fgenes.h.mRNA.28expressed protein
GRMZM2G300125	0.68	30.23	5.47	5.28E-06	up	AT2G29380.1highly ABA-induced PP2C gene 3,LOC_Os01g46760.1protein phosphatase 2C
GRMZM2G159404	0.68	30.16	5.48	2.89E-09	up	AT5G12890.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os04g20474.1UDP-glucuronosyl and UDP-glucosyl transferase domain containing protein
GRMZM2G304712	1.14	50.87	5.48	3.39E-05	up	AT4G15480.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os02g09510.1limonoid UDP-glucosyltransferase
GRMZM2G043605	0.22	9.87	5.49	8.29E-05	up	
GRMZM2G702419	0.46	20.54	5.49	1.13E-07	up	
GRMZM2G500285	1.80	81.18	5.49	8.58E-21	up	
GRMZM2G502560	16.34	738.82	5.50	8.11E-64	up	
GRMZM2G164974	0.22	10.02	5.51	0.000378432	up	AT1G68530.13-ketoacyl-CoA synthase 6,LOC_Os03g12030.13-ketoacyl-CoA synthase
GRMZM2G170554	0.23	10.66	5.55	0.004276159	up	
GRMZM2G033462	0.23	10.66	5.55	9.85E-05	up	
GRMZM2G081464	0.67	31.33	5.55	0.002633806	up	AT1G73780.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os11g40530.1LTPL162 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM5G889052	1.58	75.74	5.58	7.80E-17	up	AT2G44260.1Plant protein of unknown function (DUF946),LOC_Os07g38840.1expressed protein
GRMZM2G361475	0.23	10.98	5.59	0.031933786	up	AT1G71695.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os01g73220.1peroxidase precursor
GRMZM2G312700	0.22	10.60	5.59	4.49E-06	up	
GRMZM5G877748	0.88	42.48	5.59	3.02E-07	up	
AC206901.3_FG005	0.45	21.67	5.60	2.35E-08	up	AT3G23250.1myb domain protein 15,LOC_Os04g43680.1MYB family transcription factor
GRMZM2G397927	18.56	902.69	5.60	3.86E-75	up	AT5G57123.1,LOC_Os06g44980.1expressed protein
GRMZM2G146745	1.12	54.94	5.61	8.72E-18	up	AT3G54940.2Papain family cysteine protease,LOC_Os07g29760.1cysteine proteinase A494 precursor

GRMZM5G815369	13.07	638.65	5.61	4.57E-15	up	AT4G17910.1transferases, transferring acyl groupsLOC_Os03g26090.1
GRMZM2G014914	114.19	5624.13	5.62	4.43E-91	up	AT2G37170.1plasma membrane intrinsic protein 2,LOC_Os07g26690.1aquaporin protein
GRMZM2G114044	2.72	134.16	5.62	0.002167283	up	AT2G46220.1Uncharacterized conserved protein (DUF2358),LOC_Os01g12200.1expressed protein
GRMZM5G844046	0.23	11.41	5.64	6.10E-05	up	
GRMZM2G078441	11.91	607.94	5.67	2.78E-28	up	AT4G36700.1RmlC-like cupins superfamily protein,LOC_Os03g10110.1cupin domain containing protein
GRMZM2G447806	0.22	11.42	5.70	0.000876309	up	
GRMZM2G355326	0.68	35.18	5.70	6.86E-07	up	
GRMZM2G101628	0.23	11.96	5.71	9.19E-05	up	
GRMZM2G093286	0.23	12.05	5.72	1.85E-06	up	AT2G46660.1cytochrome P450, family 78 subfamily A
GRMZM2G113844	0.23	12.12	5.73	0.000737821	up	AT1G19250.1flavin-dependent monooxygenase 1,LOC_Os04g14690.1flavin-containing monooxygenase family protein
GRMZM2G467441	0.23	12.17	5.74	0.00068395	up	
GRMZM2G479113	0.67	35.81	5.74	3.98E-14	up	
GRMZM2G173840	0.23	12.22	5.74	0.000151887	up	
GRMZM2G122846	0.23	12.25	5.75	3.26E-06	up	AT3G30530.1basic leucine-zipper 42,LOC_Os02g49560.1bZIP transcription factor domain containing protein
GRMZM2G089713	538.06	29107.60	5.76	8.34E-97	up	AT3G43190.1sucrose synthase 4,LOC_Os06g09450.1sucrose synthase
GRMZM2G090974	476.85	25876.35	5.76	7.91E-97	up	
GRMZM2G138727	2469.79	134556.80	5.77	2.17E-94	up	,LOC_Os06g31060.1PROLM23 - Prolamin precursor
GRMZM2G438538	2591.44	144662.35	5.80	8.99E-99	up	
GRMZM2G073134	0.46	25.53	5.81	1.28E-11	up	
AC206165.3_FG019	3.15	177.46	5.81	6.80E-16	up	
GRMZM2G429899	227.25	13052.55	5.84	3.76E-98	up	AT1G27680.1ADPGlc-PPase large subunit,LOC_Os01g44220.1glucose-1-phosphate adenyltransferase large subunit
GRMZM2G404599	1.12	65.53	5.86	2.31E-23	up	,LOC_Os06g04210.1expressed protein
GRMZM2G389285	4.07	237.50	5.87	1.54E-37	up	AT1G28220.1purine permease 3,LOC_Os09g29210.1purine permease
GRMZM5G869196	1.12	65.70	5.87	1.03E-13	up	AT1G76080.1chloroplastic drought-induced stress protein of 32 kD,LOC_Os07g29410.1thioredoxin
GRMZM2G046520	3.81	227.89	5.90	2.23E-08	up	AT1G19715.3Mannose-binding lectin superfamily protein,LOC_Os12g09700.1Jacalin-like lectin domain containing protein
GRMZM2G131409	5.66	338.98	5.90	1.47E-21	up	AT1G56580.1Protein of unknown function, DUF538LOC_Os12g37650.1
GRMZM2G362868	0.22	13.23	5.91	1.76E-06	up	
GRMZM5G888934	3.85	231.90	5.91	4.99E-12	up	AT1G52360.2Coatomer, beta\ subunitLOC_Os06g05180.3
GRMZM2G012928	17.86	1099.97	5.94	9.17E-07	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os12g36210.1

GRMZM2G400382	0.22	13.99	5.99	2.96E-08	up	
GRMZM2G402862	0.46	29.27	6.00	7.31E-10	up	AT4G35900.1Basic-leucine zipper (bZIP) transcription factor family protein,LOC_Os06g50600.1bZIP transcription factor domain containing protein
GRMZM2G050023	0.23	14.90	6.03	0.006327245	up	
GRMZM2G104394	0.91	60.38	6.05	1.86E-17	up	AT4G11290.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os01g22230.1peroxidase precursor
GRMZM2G154687	0.45	29.84	6.06	9.94E-16	up	AT4G18550.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os05g49840.1phospholipase
GRMZM2G392863	57.91	3890.50	6.07	6.69E-85	up	AT2G02100.1low-molecular-weight cysteine-rich 69,LOC_Os03g03810.1DEF8 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM5G810595	0.45	30.46	6.09	4.84E-08	up	
GRMZM2G158188	0.90	64.34	6.15	1.23E-24	up	
GRMZM2G144081	146.49	10568.01	6.17	1.05E-105	up	AT4G32400.1Mitochondrial substrate carrier family protein,LOC_Os02g10800.1mitochondrial carrier protein
GRMZM2G112112	0.22	16.01	6.18	0.001634845	up	
GRMZM2G072240	4.76	348.36	6.19	3.05E-29	up	AT3G63470.1serine carboxypeptidase-like 40,LOC_Os09g28840.1OsSCP43 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G103382	3.16	237.34	6.23	1.97E-51	up	AT5G58170.1SHV3-like 5,LOC_Os02g09450.1glycerophosphoryl diester phosphodiesterase family protein
GRMZM5G870932	17.10	1300.68	6.25	9.21E-31	up	AT4G37870.1phosphoenolpyruvate carboxykinase 1,LOC_Os03g15050.2phosphoenolpyruvate carboxykinase
GRMZM2G132690	0.68	52.47	6.28	4.60E-17	up	AT1G01490.1Heavy metal transport/detoxification superfamily protein ,LOC_Os10g38870.1heavy metal-associated domain containing protein
GRMZM2G355752	0.45	34.94	6.28	0.003826315	up	AT3G22840.1Chlorophyll A-B binding family protein,LOC_Os07g08160.1early light-induced protein
GRMZM2G020066	0.23	17.79	6.29	1.19E-05	up	
GRMZM2G024561	0.88	68.79	6.29	9.48E-18	up	AT4G13600.1Carbohydrate-binding X8 domain superfamily protein,LOC_Os02g29980.1X8 domain containing protein
GRMZM5G831200	3.85	306.31	6.31	3.85E-22	up	AT1G23460.1Pectin lyase-like superfamily protein,LOC_Os02g03750.1polygalacturonase
GRMZM2G042421	0.45	35.81	6.32	3.00E-15	up	AT2G46140.1Late embryogenesis abundant protein,LOC_Os01g43530.1late embryogenesis abundant protein
GRMZM2G465738	0.23	18.35	6.33	1.14E-06	up	
GRMZM2G137964	1.35	110.84	6.36	1.16E-38	up	

GRMZM2G087103	1.35	111.27	6.36	7.66E-22	up	AT5G57850.1D-aminoacid aminotransferase-like PLP-dependent enzymes superfamily protein,LOC_Os01g13690.2ligA
GRMZM2G081554	2.25	185.45	6.37	1.02E-47	up	AT4G02780.1Terpenoid cyclases/Protein prenyltransferases superfamily protein,LOC_Os02g17780.1ent-kaurene synthase
GRMZM5G829896	13.29	1120.70	6.40	1.71E-89	up	
GRMZM2G036826	0.23	19.29	6.40	1.73E-05	up	AT4G36010.1Pathogenesis-related thaumatin superfamily protein,LOC_Os10g05660.1thaumatin
AC212227.3_FG006	1.11	93.95	6.41	6.91E-37	up	AT4G25630.1fibrillarlin 2,LOC_Os05g08360.1rRNA 2-O-methyltransferase fibrillarlin 2
GRMZM2G050561	0.68	58.68	6.42	4.30E-05	up	AT4G37680.1heptahelical protein 4,LOC_Os12g32640.1haemolysin-III
GRMZM2G027627	1.60	138.00	6.43	2.96E-34	up	AT1G24180.1Thiamin diphosphate-binding fold (THDP-binding) superfamily protein,LOC_Os06g13720.1dehydrogenase E1 component domain containing protein
GRMZM2G169329	0.90	80.23	6.47	0.010203684	up	AT2G37970.1SOUL heme-binding family protein,LOC_Os01g63210.1SOUL heme-binding protein
GRMZM2G459484	1.79	161.61	6.49	2.89E-17	up	
GRMZM2G493549	0.22	20.45	6.54	4.02E-10	up	AT5G40460.1,LOC_Os02g03830.1expressed protein
GRMZM2G561213	0.22	20.48	6.54	1.88E-05	up	
GRMZM2G056369	0.46	42.92	6.56	3.88E-20	up	AT3G21720.1isocitrate lyase,LOC_Os07g34520.1isocitrate lyase
GRMZM2G067919	8.50	803.49	6.56	3.03E-21	up	AT3G22640.1cupin family protein,LOC_Os03g46100.1cupin domain containing protein
GRMZM2G010097	0.23	21.73	6.57	4.90E-05	up	AT5G63660.1Scorpion toxin-like knottin superfamily protein,LOC_Os02g07624.1gamma-thionin family domain containing protein
GRMZM2G060940	12.18	1168.93	6.58	4.34E-93	up	AT3G19000.12-oxoglutarate (2OG) and Fe(II)-dependent oxygenase superfamily protein,LOC_Os03g42130.1gibberellin 20 oxidase 2
GRMZM2G044383	0.91	87.74	6.59	5.84E-05	up	AT1G10370.1Glutathione S-transferase family protein,LOC_Os10g38740.1glutathione S-transferase
GRMZM2G166015	1.12	108.11	6.60	1.33E-20	up	
GRMZM2G048549	2.26	221.30	6.62	4.11E-27	up	AT4G38810.2Calcium-binding EF-hand family protein,LOC_Os10g09850.1EF hand family protein
GRMZM2G428518	10.64	1052.10	6.63	5.94E-79	up	AT5G11720.1Glycosyl hydrolases family 31 protein,LOC_Os06g46284.1glycosyl hydrolase
GRMZM2G358161	0.22	22.16	6.65	0.032748227	up	AT4G10380.1NOD26-like intrinsic protein 5,1LOC_Os08g05580.1
GRMZM5G815584	2.71	272.39	6.65	6.20E-10	up	
GRMZM2G420001	0.22	22.70	6.69	8.56E-09	up	

GRMZM2G434514	0.90	92.50	6.69	1.96E-10	up	AT4G25433.1peptidoglycan-binding LysM domain-containing protein,LOC_Os03g02685.1lysM domain containing protein
GRMZM2G427054	0.22	23.05	6.71	0.001311612	up	
GRMZM2G029243	0.46	48.00	6.72	5.16E-12	up	AT3G45940.1Glycosyl hydrolases family 31 protein,LOC_Os01g16310.1glycosyl hydrolase
AC212323.4_FG010	0.23	24.04	6.72	4.21E-07	up	
GRMZM2G072218	0.23	25.00	6.78	1.13E-09	up	AT3G63470.1serine carboxypeptidase-like 40,LOC_Os09g28830.1OsSCP42 - Putative Serine Carboxypeptidase homologue
GRMZM2G145720	1.59	180.19	6.83	3.64E-37	up	AT3G25560.1NSP-interacting kinase 2,LOC_Os06g16330.1BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1-associated receptor kinase 1 precursor
GRMZM2G125130	24.77	2885.59	6.86	1.13E-23	up	
GRMZM2G013993	4.07	479.59	6.88	5.95E-28	up	
GRMZM5G801953	0.23	27.30	6.90	0.001126191	up	AT2G31945.1,LOC_Os06g10530.1expressed protein
GRMZM2G137108	0.23	28.11	6.95	1.86E-08	up	AT5G37820.1NOD26-like intrinsic protein 4,2LOC_Os06g12310.1
GRMZM5G855867	0.46	56.97	6.96	1.97E-17	up	
GRMZM2G134182	0.22	27.51	6.97	1.03E-13	up	AT1G71480.1Nuclear transport factor 2 (NTF2) family protein,LOC_Os09g09320.1nuclear transport factor
GRMZM2G171855	0.23	28.90	6.99	2.71E-09	up	
GRMZM2G002630	8.48	1134.81	7.06	1.48E-15	up	AT3G21380.1Mannose-binding lectin superfamily protein,LOC_Os12g14440.1Jalalin-like lectin domain containing protein
GRMZM5G824221	0.68	91.85	7.07	3.57E-27	up	
GRMZM5G890559	2.26	310.06	7.10	9.87E-72	up	
GRMZM2G090595	5.40	764.54	7.14	2.91E-50	up	AT3G50700.1indeterminate(ID)-domain 2,LOC_Os02g45054.1ZOS2-15 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G480951	2.04	291.36	7.16	3.88E-27	up	
GRMZM2G122228	2.93	420.13	7.16	2.74E-45	up	AT2G29380.1highly ABA-induced PP2C gene 3,LOC_Os01g46760.1protein phosphatase 2C
GRMZM5G883407	0.23	33.16	7.18	1.84E-14	up	
GRMZM2G015534	23.19	3454.57	7.22	3.07E-68	up	AT5G24800.1basic leucine zipper 9,LOC_Os03g58250.1bZIP transcription factor domain containing protein
GRMZM2G308459	0.23	34.13	7.23	3.13E-13	up	
GRMZM2G055699	0.45	67.31	7.23	1.11E-14	up	AT1G02850.2beta glucosidase 11,LOC_Os05g30350.1Os5bglu22 - beta-glucosidase homologue
GRMZM2G064775	1.12	171.13	7.25	7.87E-48	up	AT1G19180.2jasmonate-zim-domain protein 1,LOC_Os03g08320.1ZIM domain containing protein
GRMZM2G012806	42.98	6656.87	7.28	1.59E-26	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os12g36210.1
AC197705.4_FG003	0.23	37.13	7.35	3.38E-10	up	AT5G01300.1PEBP (phosphatidylethanolamine-binding protein) family protein,LOC_Os05g39250.1phosphatidylethanolamine-binding protein
GRMZM2G086179	0.46	75.12	7.36	1.89E-06	up	

AF546188.1_FG007	499.91	83029.37	7.38	5.82E-37	up	
AF546188.1_FG003	18.68	3132.66	7.39	2.30E-121	up	
GRMZM2G410134	38.73	6684.52	7.43	5.25E-31	up	,LOC_Os05g41970.1SSA1 - 2S albumin seed storage family protein precursor
GRMZM2G363530	0.22	39.00	7.47	3.21E-08	up	
GRMZM2G384528	0.23	40.76	7.48	3.25E-10	up	AT4G14540.1nuclear factor Y, subunit B3LOC_Os07g41580.1
GRMZM2G357834	0.23	40.87	7.49	8.20E-12	up	AT5G01740.1Nuclear transport factor 2 (NTF2) family protein,LOC_Os05g27580.1wound-induced protein W112
GRMZM5G867256	0.68	122.98	7.51	9.36E-34	up	
GRMZM2G140041	0.22	40.13	7.51	2.16E-06	up	,LOC_Os09g20400.1expressed protein
GRMZM5G888791	0.22	43.18	7.62	1.50E-26	up	AT5G44480.1NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein,LOC_Os08g03570.1NAD dependent epimerase/dehydratase family protein
GRMZM2G397678	252.52	49774.61	7.62	8.18E-19	up	
GRMZM2G586611	21.09	4200.64	7.64	1.14E-68	up	
AF546188.1_FG005	322.25	64213.17	7.64	1.20E-50	up	
GRMZM2G397687	243.02	49715.11	7.68	1.03E-19	up	
GRMZM2G025959	0.89	189.58	7.74	2.22E-17	up	AT1G73040.1Mannose-binding lectin superfamily protein,LOC_Os12g14440.1Jacalin-like lectin domain containing protein
GRMZM2G058358	1.59	339.25	7.74	1.28E-32	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os11g17790.1
GRMZM2G465689	0.22	47.91	7.77	1.61E-18	up	,LOC_Os03g56070.1expressed protein
GRMZM2G487900	145.67	32128.33	7.78	8.99E-86	up	
GRMZM2G487882	166.54	36930.62	7.79	4.61E-62	up	
GRMZM2G477685	0.22	49.60	7.82	2.75E-16	up	AT5G46900.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os10g40460.1LTPL141 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM2G059620	23.30	5250.16	7.82	1.50E-26	up	
GRMZM2G025763	2.45	567.94	7.86	2.02E-43	up	
GRMZM2G008341	150.59	34981.41	7.86	3.32E-60	up	
GRMZM2G346895	13.37	3156.46	7.88	7.74E-43	up	
GRMZM2G346897	111.88	27004.45	7.92	1.03E-31	up	
GRMZM2G518465	18.67	4578.29	7.94	2.77E-25	up	
GRMZM2G042692	0.68	166.03	7.94	7.83E-34	up	AT5G50740.1Heavy metal transport/detoxification superfamily protein ,LOC_Os07g20340.1heavy metal-associated domain containing protein
GRMZM2G088273	0.66	164.55	7.96	2.05E-23	up	
GRMZM2G008913	112.19	28011.49	7.96	5.96E-88	up	
AF546188.1_FG001	19.86	5036.49	7.99	3.24E-65	up	
GRMZM2G545000	59.97	15361.60	8.00	1.47E-62	up	
GRMZM2G480954	1.13	290.38	8.00	1.75E-25	up	AT3G01570.1Oleolin family protein,LOC_Os03g49190.1oleolin
GRMZM2G100018	243.04	62848.42	8.01	3.86E-154	up	
GRMZM2G044627	0.46	119.10	8.03	5.35E-20	up	AT1G05510.1Protein of unknown function (DUF1264),LOC_Os05g49440.2DUF1264 domain containing protein

GRMZM2G005633	2.49	649.62	8.03	1.18E-21	up	AT3G54420.1homolog of carrot EP3-3 chitinase,LOC_Os04g41680.1CHIT3 - Chitinase family protein precursor
GRMZM2G461650	120.31	32214.94	8.06	5.39E-31	up	
GRMZM2G404459	54.67	14904.95	8.09	8.11E-64	up	
GRMZM2G514469	6.06	1659.91	8.10	9.54E-101	up	
AF546188.1_FG002	21.63	6174.83	8.16	2.21E-144	up	
GRMZM2G160739	145.46	41560.71	8.16	4.14E-41	up	
GRMZM2G138689	94.51	27693.07	8.19	1.22E-29	up	,LOC_Os06g31060.1PROLM23 - Prolamin precursor
GRMZM2G353268	4.64	1366.34	8.20	1.86E-88	up	
GRMZM2G171581	0.22	67.72	8.26	1.93E-15	up	
GRMZM2G045387	26.61	8206.89	8.27	1.52E-81	up	
GRMZM2G044625	117.45	36632.67	8.28	6.45E-67	up	
GRMZM2G514479	30.11	9628.02	8.32	2.37E-66	up	
GRMZM2G026939	38.14	12277.53	8.33	1.87E-65	up	
GRMZM2G088441	0.67	218.63	8.35	5.78E-27	up	
GRMZM2G105954	0.68	231.42	8.42	2.61E-69	up	AT3G19270.1cytochrome P450, family 707 subfamily A
GRMZM2G346884	9.76	3375.47	8.43	8.19E-68	up	
GRMZM2G353272	19.33	6819.88	8.46	3.57E-76	up	
GRMZM2G071433	13.74	4962.62	8.50	4.63E-148	up	AT1G04560.1AWPM-19-like family protein,LOC_Os10g32720.1AWPM-19-like membrane family protein
AF546188.1_FG006	1.77	661.80	8.55	9.89E-81	up	
AF546187.1_FG007	16.06	6204.60	8.59	4.98E-43	up	
GRMZM2G044152	68.56	27044.83	8.62	3.15E-42	up	
GRMZM2G068506	23.03	9185.91	8.64	6.54E-158	up	AT5G48300.1ADP glucose pyrophosphorylase 1,LOC_Os08g25734.2glucose-1-phosphate adenyltransferase large subunit
AF546187.1_FG001	36.26	16210.08	8.80	2.50E-40	up	
GRMZM2G388461	4.65	2445.73	9.04	9.19E-109	up	
AF546187.1_FG002	0.44	232.95	9.05	1.20E-50	up	
GRMZM2G325920	0.44	233.69	9.05	1.40E-32	up	
GRMZM2G325118	0.23	122.36	9.07	4.68E-53	up	,LOC_Os11g37270.1AMBp1 - Antimicrobial peptide MBP-1 family protein precursor
GRMZM2G063536	11.39	6130.38	9.07	5.47E-48	up	,LOC_Os01g07300.2uncharacterized 50.6 kDa protein in the 5region of gyrA and gyrB
GRMZM2G124921	0.23	133.09	9.19	9.03E-41	up	AT2G26560.1phospholipase A 2A,LOC_Os11g39990.1patatin
GRMZM2G024993	13.47	9561.36	9.47	2.49E-143	up	AT1G32900.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os06g04200.1starch synthase
GRMZM2G141382	0.46	400.22	9.78	3.33E-60	up	AT5G05440.1Polyketide cyclase/dehydrase and lipid transport superfamily protein,LOC_Os01g61210.1bet v I allergen family protein
AF546187.1_FG009	0.67	650.39	9.93	1.83E-39	up	AT4G02550.3,LOC_Os03g53590.1expressed protein
GRMZM2G078798	0.68	696.24	10.01	7.48E-24	up	AT1G02400.1gibberellin 2-oxidase 6,LOC_Os05g06670.1gibberellin 2-oxidase
GRMZM2G044585	0.45	475.00	10.05	4.44E-21	up	
GRMZM2G518638	79.50	90775.27	10.16	1.16E-108	up	
GRMZM2G060429	70.58	86886.59	10.27	1.64E-134	up	,LOC_Os06g31060.1PROLM23 - Prolamin precursor
GRMZM2G423898	0.46	850.74	10.86	3.88E-27	up	AT2G38870.1Serine protease inhibitor, potato inhibitor I-type family proteinLOC_Os11g17790.1
GRMZM5G874369	0.23	745.10	11.67	4.41E-57	up	

GRMZM2G085260	0.23	894.88	11.94	1.05E-49	up	AT1G47980.1,LOC_Os04g33150.1desiccation-related protein PCC13-62 precursor
AC208440.3_FG004	0.00	117.71	Inf (+)	4.63E-46	up	
GRMZM2G309832	0.00	137.66	Inf (+)	5.39E-34	up	
GRMZM2G514485	0.00	167.14	Inf (+)	9.97E-31	up	
GRMZM2G013128	0.00	81.73	Inf (+)	1.46E-25	up	AT3G52490.1Double Clp-N motif-containing P-loop nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein,LOC_Os04g23220.1expressed protein
GRMZM2G172327	0.00	141.41	Inf (+)	1.28E-21	up	AT3G12720.1myb domain protein 67,LOC_Os07g31470.1MYB family transcription factor
GRMZM5G890224	0.00	50.36	Inf (+)	1.17E-20	up	AT5G22260.1RING/FYVE/PHD zinc finger superfamily protein,LOC_Os09g27620.1PHD-finger domain containing protein
GRMZM2G130728	0.00	43.40	Inf (+)	4.77E-19	up	AT3G62160.1HXXD-type acyl-transferase family protein,LOC_Os05g19910.1transferase family protein
GRMZM2G535393	0.00	63.46	Inf (+)	4.64E-17	up	
GRMZM2G029407	0.00	25.40	Inf (+)	2.09E-15	up	AT4G31250.1Leucine-rich repeat protein kinase family protein,LOC_Os06g45240.1inactive receptor kinase At2g26730 precursor
GRMZM2G053120	0.00	53.70	Inf (+)	3.29E-15	up	
GRMZM2G086932	0.00	25.87	Inf (+)	4.62E-14	up	
GRMZM2G103169	0.00	40.15	Inf (+)	1.12E-13	up	AT5G17820.1Peroxidase superfamily protein,LOC_Os10g41720.1peroxidase precursor
GRMZM2G052825	0.00	26.43	Inf (+)	4.07E-13	up	AT3G26300.1cytochrome P450, family 71 subfamily B
GRMZM2G064558	0.00	40.74	Inf (+)	1.42E-12	up	
GRMZM2G060937	0.00	29.75	Inf (+)	9.45E-12	up	AT1G65680.1expansin B2,LOC_Os06g45290.1pollen allergen
GRMZM2G502563	0.00	29.10	Inf (+)	2.25E-11	up	
GRMZM2G367270	0.00	34.21	Inf (+)	2.64E-11	up	
GRMZM2G410865	0.00	21.27	Inf (+)	8.19E-11	up	AT5G58490.1NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein,LOC_Os03g60380.1cinnamoyl CoA reductase
GRMZM2G088365	0.00	990.49	Inf (+)	2.41E-10	up	
GRMZM2G018849	0.00	21.22	Inf (+)	3.63E-10	up	AT3G27230.1S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferases superfamily protein,LOC_Os06g04680.1expressed protein
GRMZM2G366622	0.00	14.96	Inf (+)	2.31E-09	up	AT4G31560.1high chlorophyll fluorescence 153,LOC_Os01g71330.1expressed protein
GRMZM2G091956	0.00	23.67	Inf (+)	3.15E-09	up	AT2G26560.1phospholipase A 2A,LOC_Os11g39990.1patatin
GRMZM2G035944	0.00	14.84	Inf (+)	4.49E-09	up	AT5G60970.1TEOSINTE BRANCHED 1, cycloidea and PCF transcription factor 5LOC_Os05g43760.1
GRMZM2G079528	0.00	76.82	Inf (+)	6.18E-09	up	
AC215292.3_FG001	0.00	14.82	Inf (+)	6.57E-08	up	
GRMZM2G086476	0.00	67.85	Inf (+)	1.20E-07	up	
GRMZM5G881353	0.00	16.19	Inf (+)	1.59E-07	up	
GRMZM2G383932	0.00	15.32	Inf (+)	1.71E-07	up	
GRMZM2G082055	0.00	57.80	Inf (+)	1.79E-07	up	

GRMZM2G558353	0.00	17.46	Inf (+)	1.96E-07	up	
GRMZM5G834952	0.00	17.66	Inf (+)	2.16E-07	up	
GRMZM2G115773	0.00	14.91	Inf (+)	3.17E-07	up	AT5G67360.1Subtilase family protein,LOC_Os04g47160.1OsSub44 - Putative Subtilisin homologue
GRMZM2G540655	0.00	27.43	Inf (+)	4.92E-07	up	
GRMZM2G088543	0.00	18.61	Inf (+)	6.01E-07	up	,LOC_Os02g33790.1expressed protein
GRMZM5G815324	0.00	12.28	Inf (+)	8.01E-07	up	
GRMZM2G156127	0.00	14.61	Inf (+)	4.66E-06	up	AT3G55700.1UDP-Glycosyltransferase superfamily protein,LOC_Os03g60960.1cytokinin-N-glucosyltransferase 1
GRMZM5G889412	0.00	13.54	Inf (+)	1.02E-05	up	
GRMZM2G470454	0.00	17.27	Inf (+)	1.10E-05	up	AT3G54450.1Major facilitator superfamily protein,LOC_Os01g65150.1proton-dependent oligopeptide transport
GRMZM2G138560	0.00	7.18	Inf (+)	1.38E-05	up	
GRMZM2G154942	0.00	8.22	Inf (+)	1.45E-05	up	
GRMZM2G474685	0.00	11.42	Inf (+)	1.63E-05	up	AT1G69970.2CLAVATA3/ESR-RELATED 26,LOC_Os03g58870.1expressed protein
GRMZM2G018193	0.00	10.57	Inf (+)	2.24E-05	up	
GRMZM2G092474	0.00	9.29	Inf (+)	2.45E-05	up	AT4G11650.1osmotin 34,LOC_Os12g43490.1thaumatin
GRMZM5G873767	0.00	11.78	Inf (+)	2.68E-05	up	AT5G45910.1GDSL-like Lipase/Acylhydrolase superfamily protein,LOC_Os06g06260.1GDSL-like lipase/acylhydrolase
GRMZM2G463280	0.00	7.97	Inf (+)	3.27E-05	up	AT1G32060.1phosphoribulokinase,LOC_Os02g47020.1phosphoribulokinase/Uridine kinase family protein
GRMZM2G477697	0.00	73.74	Inf (+)	6.03E-05	up	AT5G46900.1Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os10g40460.1LTPL141 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM5G863600	0.00	6.54	Inf (+)	6.03E-05	up	
AC203923.3_FG002	0.00	9.26	Inf (+)	6.05E-05	up	
GRMZM5G858155	0.00	11.87	Inf (+)	8.90E-05	up	
AC217048.3_FG003	0.00	6.74	Inf (+)	9.44E-05	up	
GRMZM2G514379	0.00	20.75	Inf (+)	0.000121639	up	
GRMZM2G030704	0.00	8.11	Inf (+)	0.000167405	up	
GRMZM5G831399	0.00	7.13	Inf (+)	0.000181433	up	ATCG00710.1photosystem II reaction center protein H,LOC_Os08g15296.1photosystem II reaction center protein H
GRMZM5G808300	0.00	7.89	Inf (+)	0.000268213	up	
GRMZM2G043071	0.00	7.66	Inf (+)	0.000351488	up	
GRMZM2G385787	0.00	42.27	Inf (+)	0.000363275	up	
GRMZM2G119511	0.00	5.22	Inf (+)	0.000440311	up	AT2G13360.1alanine:glyoxylate aminotransferase,LOC_Os08g39300.1aminotransferase
GRMZM5G847979	0.00	7.40	Inf (+)	0.00044188	up	
GRMZM2G412436	0.00	8.23	Inf (+)	0.000561892	up	AT3G53040.1late embryogenesis abundant protein, putative / LEA protein putative
GRMZM2G429533	0.00	25.17	Inf (+)	0.000585214	up	,LOC_Os10g34760.1RIPER3 - Ripening-related family protein precursor
GRMZM5G809523	0.00	6.26	Inf (+)	0.000623175	up	

GRMZM2G101499	0.00	8.98	Inf (+)	0.00068806	up	AT1G02065.1squamosa promoter binding protein-like 8,LOC_Os06g44860.1OsSPL10 - SBP-box gene family member
GRMZM2G166837	0.00	7.14	Inf (+)	0.000731292	up	AT1G76470.1NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein,LOC_Os06g41840.1reductase
GRMZM5G807805	0.00	4.79	Inf (+)	0.000943964	up	
GRMZM2G396041	0.00	5.57	Inf (+)	0.001059883	up	
GRMZM5G885284	0.00	6.61	Inf (+)	0.001163794	up	
GRMZM2G427316	0.00	7.65	Inf (+)	0.001211427	up	
GRMZM2G543761	0.00	8.69	Inf (+)	0.001324166	up	
GRMZM2G175827	0.00	6.32	Inf (+)	0.001457284	up	AT1G32240.1Homeodomain-like superfamily protein,LOC_Os08g33050.1MYB family transcription factor
AC194428.3_FG007	0.00	4.86	Inf (+)	0.001480723	up	
GRMZM2G090568	0.00	33.17	Inf (+)	0.00157862	up	AT4G35090.1catalase 2,LOC_Os03g03910.1catalase domain containing protein
GRMZM2G143664	0.00	6.07	Inf (+)	0.001586204	up	
GRMZM2G304442	0.00	8.51	Inf (+)	0.001756345	up	AT3G09590.1CAP (Cysteine-rich secretory proteins, Antigen 5 and Pathogenesis-related 1 protein) superfamily protein
GRMZM5G890438	0.00	6.65	Inf (+)	0.001788436	up	
GRMZM2G072737	0.00	7.92	Inf (+)	0.001971587	up	
GRMZM5G871423	0.00	4.04	Inf (+)	0.002006374	up	
GRMZM2G055727	0.00	5.45	Inf (+)	0.002012423	up	
GRMZM6G446684	0.00	6.61	Inf (+)	0.002018381	up	
GRMZM2G566688	0.00	5.28	Inf (+)	0.002063726	up	AT1G03910.2,LOC_Os03g58590.1expressed protein
GRMZM2G133275	0.00	6.27	Inf (+)	0.002086259	up	AT2G28420.1Lactoylglutathione lyase / glyoxalase I family protein,LOC_Os07g46360.1glyoxalase family protein
GRMZM2G138937	0.00	6.20	Inf (+)	0.002133362	up	AT1G47980.1,LOC_Os04g33150.1desiccation-related protein PCC13-62 precursor
AC195333.3_FG002	0.00	16.65	Inf (+)	0.003213764	up	
GRMZM2G162622	0.00	9.55	Inf (+)	0.003657551	up	,LOC_Os01g41140.1THION18 - Plant thionin family protein precursor
GRMZM5G853479	0.00	5.50	Inf (+)	0.003672235	up	AT3G62100.1indole-3-acetic acid inducible 30,LOC_Os01g18360.1OsIAA4 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G034961	0.00	9.29	Inf (+)	0.003711851	up	
AC197699.3_FG004	0.00	4.34	Inf (+)	0.003888159	up	
GRMZM2G124042	0.00	6.02	Inf (+)	0.004047471	up	AT2G38110.1glycerol-3-phosphate acyltransferase 6,LOC_Os10g27330.1glycerol-3-phosphate acyltransferase
GRMZM2G361902	0.00	4.92	Inf (+)	0.004233235	up	AT2G35420.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os10g42390.1zinc finger
GRMZM2G423863	0.00	6.55	Inf (+)	0.004406007	up	AT3G54040.1PAR1 protein,
GRMZM2G030155	0.00	4.06	Inf (+)	0.004699841	up	
GRMZM2G587690	0.00	7.36	Inf (+)	0.004826594	up	
AC204350.3_FG002	0.00	5.33	Inf (+)	0.00489307	up	
AC195806.3_FG001	0.00	4.63	Inf (+)	0.005337722	up	
GRMZM5G804824	0.00	4.81	Inf (+)	0.005560948	up	
GRMZM5G847330	0.00	3.75	Inf (+)	0.005939789	up	
GRMZM5G853974	0.00	5.27	Inf (+)	0.00636483	up	
GRMZM2G164015	0.00	4.33	Inf (+)	0.007077091	up	
GRMZM2G330777	0.00	6.50	Inf (+)	0.007921382	up	

GRMZM2G434506	0.00	18.05	Inf (+)	0.010653724	up	AT3G05700.1Drought-responsive family protein,LOC_Os01g73960.1drought induced 19 protein
GRMZM2G433295	0.00	5.21	Inf (+)	0.010702061	up	
GRMZM2G351271	0.00	4.34	Inf (+)	0.011149802	up	
GRMZM2G180594	0.00	5.12	Inf (+)	0.011687362	up	
AC234515.1_FG002	0.00	5.96	Inf (+)	0.011975414	up	AT5G61000.1Replication factor-A protein 1-related,LOC_Os01g73070.2expressed protein
GRMZM2G152025	0.00	4.91	Inf (+)	0.012261154	up	AT5G63060.1Sec14p-like phosphatidylinositol transfer family protein,LOC_Os02g21630.1SEC14 cytosolic factor family protein
GRMZM2G058144	0.00	3.84	Inf (+)	0.0138774	up	
GRMZM2G454523	0.00	3.72	Inf (+)	0.014412312	up	
GRMZM2G131629	0.00	3.88	Inf (+)	0.014496548	up	AT3G22750.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os03g53410.1protein kinase domain containing protein
GRMZM2G006119	0.00	4.19	Inf (+)	0.0146556	up	AT5G50600.1hydroxysteroid dehydrogenase 1,LOC_Os12g27830.1dehydrogenase/reductase
GRMZM2G079473	0.00	5.05	Inf (+)	0.014949426	up	
GRMZM2G162216	0.00	4.12	Inf (+)	0.015012491	up	AT5G15290.1Uncharacterised protein family (UPF0497),LOC_Os06g12500.1membrane associated DUF588 domain containing protein
GRMZM2G075018	0.00	6.73	Inf (+)	0.015452331	up	
GRMZM2G316148	0.00	3.99	Inf (+)	0.016014666	up	,LOC_Os03g62770.1expressed protein
GRMZM2G154766	0.00	4.18	Inf (+)	0.016796404	up	AT5G06740.1Concanavalin A-like lectin protein kinase family protein,LOC_Os08g40280.1lectin-like protein kinase
GRMZM2G166208	0.00	7.83	Inf (+)	0.017990063	up	AT5G48930.1hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/quinic acid hydroxycinnamoyl transferase,LOC_Os04g56910.1transferase family protein
GRMZM2G031628	0.00	5.51	Inf (+)	0.018780914	up	AT4G21760.1beta-glucosidase 47,LOC_Os04g43410.1Os4bg18 - monoglucosyl beta-glucoside homologue
GRMZM2G582074	0.00	5.04	Inf (+)	0.019338985	up	
GRMZM2G880503	0.00	5.73	Inf (+)	0.019859474	up	
GRMZM2G034727	0.00	3.08	Inf (+)	0.020773054	up	
GRMZM2G329002	0.00	6.67	Inf (+)	0.021141719	up	AT3G09410.1Pectinacetylesterase family protein,LOC_Os01g66850.1pectinacetylesterase domain containing protein
GRMZM2G510296	0.00	6.88	Inf (+)	0.021353716	up	
GRMZM2G139700	0.00	6.27	Inf (+)	0.022105974	up	AT5G53950.1NAC (No Apical Meristem) domain transcriptional regulator superfamily protein,LOC_Os06g23650.1no apical meristem protein
GRMZM2G181249	0.00	2.61	Inf (+)	0.022277246	up	
GRMZM2G172794	0.00	10.96	Inf (+)	0.022285158	up	AT2G39420.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os01g62010.1hydrolase

AC203535.4_FG004	0.00	4.65	Inf (+)	0.022312382	up	AT1G71500.1Rieske (2Fe-2S) domain-containing protein,LOC_Os11g13850.1rieske domain containing protein
GRMZM2G039430	0.00	3.13	Inf (+)	0.022938749	up	
GRMZM2G369575	0.00	17.46	Inf (+)	0.022984131	up	
GRMZM2G367780	0.00	3.71	Inf (+)	0.025571061	up	
GRMZM2G170413	0.00	5.39	Inf (+)	0.031383395	up	AT2G15580.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os02g55480.2zinc finger
GRMZM2G026388	0.00	3.94	Inf (+)	0.0325	up	
GRMZM5G851648	0.00	6.61	Inf (+)	0.032842119	up	
GRMZM2G399087	0.00	4.70	Inf (+)	0.03303098	up	AT5G10530.1Concanavalin A-like lectin protein kinase family protein,LOC_Os09g16540.1protein kinase
GRMZM2G119999	0.00	3.83	Inf (+)	0.03430947	up	AT4G40060.1homeobox protein 16,LOC_Os10g23090.1homeobox associated leucine zipper
GRMZM2G103101	0.00	4.81	Inf (+)	0.035320989	up	AT1G45474.1photosystem I light harvesting complex gene 5,LOC_Os02g52650.1chlorophyll A-B binding protein
GRMZM2G128644	0.00	4.12	Inf (+)	0.035840527	up	AT3G56880.1VQ motif-containing protein,LOC_Os03g20440.1VQ domain containing protein
GRMZM2G110299	0.00	3.24	Inf (+)	0.036588694	up	AT4G13080.1xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase 1,LOC_Os06g13040.1glycosyl hydrolases family 16
AC197555.3_FG008	0.00	4.76	Inf (+)	0.036638533	up	AT3G04880.1DNA-damage-repair/toleration protein (DRT102),LOC_Os01g36090.1DNA-damage-repair/toleration protein DRT102
GRMZM2G136663	0.00	4.36	Inf (+)	0.042217816	up	,LOC_Os09g20400.1expressed protein
GRMZM2G119879	0.00	96.83	Inf (+)	0.047135671	up	
GRMZM2G054916	0.00	5.80	Inf (+)	0.048660252	up	AT2G28490.1RmlC-like cupins superfamily protein,LOC_Os03g21790.1cupin domain containing protein
GRMZM2G089047	0.00	4.52	Inf (+)	0.048790928	up	
GRMZM2G140390	122.91	0.00	inf (-)	1.14E-40	down	
GRMZM5G854284	121.03	0.00	inf (-)	4.93E-40	down	
AC219159.3_FG002	56.49	0.00	inf (-)	3.62E-14	down	AT3G11600.1,LOC_Os12g06130.1expressed protein
GRMZM2G084369	21.17	0.00	inf (-)	8.91E-12	down	AT3G55040.1glutathione transferase lambda 2,LOC_Os03g17480.1IN2-1 protein
GRMZM2G438260	58.65	0.00	inf (-)	2.73E-11	down	AT4G00730.1Homeobox-leucine zipper family protein / lipid-binding START domain-containing protein,LOC_Os09g35760.2homeobox and START domains containing protein
GRMZM2G361633	32.25	0.00	inf (-)	1.65E-10	down	AT1G20110.1RING/FYVE/PHD zinc finger superfamily protein,LOC_Os10g10180.1methyltransferase domain containing protein
GRMZM5G855014	55.72	0.00	inf (-)	3.20E-10	down	
GRMZM2G094837	19.50	0.00	inf (-)	6.31E-09	down	
GRMZM2G113722	21.13	0.00	inf (-)	6.44E-09	down	
GRMZM2G163771	64.67	0.00	inf (-)	1.60E-08	down	
GRMZM2G354575	18.21	0.00	inf (-)	4.41E-08	down	

GRMZM2G067743	35.73	0.00	inf (-)	4.99E-08	down	AT4G37740.1growth-regulating factor 2,LOC_Os06g10310.1growth regulating factor protein
GRMZM5G831355	16.64	0.00	inf (-)	8.77E-08	down	
GRMZM2G091679	24.39	0.00	inf (-)	3.22E-07	down	
GRMZM2G426271	28.47	0.00	inf (-)	9.39E-07	down	AT2G28830.1PLANT U-BOX 12,LOC_Os03g16824.1spotted leaf 11
GRMZM2G354560	13.88	0.00	inf (-)	1.14E-06	down	AT2G04780.1FASCICLIN-like arabinogalactan 7,LOC_Os08g39270.1fasciclin domain containing protein
GRMZM2G107761	38.63	0.00	inf (-)	1.41E-06	down	AT1G48910.1Flavin-containing monooxygenase family protein,LOC_Os11g10170.1flavin monooxygenase
GRMZM2G177391	109.45	0.00	inf (-)	1.47E-06	down	AT1G65680.1expansin B2,LOC_Os10g40090.1expansin precursor
GRMZM5G869668	26.14	0.00	inf (-)	2.16E-06	down	
GRMZM2G048131	11.30	0.00	inf (-)	2.44E-06	down	AT4G29080.1phytochrome-associated protein 2,LOC_Os09g35870.1OsIAA26 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G001799	10.58	0.00	inf (-)	8.66E-06	down	AT4G14550.1indole-3-acetic acid inducible 14,LOC_Os02g56120.1OsIAA9 - Auxin-responsive Aux/IAA gene family member
GRMZM2G481948	359.17	0.00	inf (-)	8.83E-06	down	
GRMZM2G420385	16.22	0.00	inf (-)	1.11E-05	down	
GRMZM2G026396	26.36	0.00	inf (-)	1.40E-05	down	AT5G54630.1zinc finger protein-related,LOC_Os06g46910.1ZOS6-07 - C2H2 zinc finger protein
AC217264.3_FG001	15.25	0.00	inf (-)	1.85E-05	down	AT5G52230.1methyl-CPG-binding domain protein 13,LOC_Os04g20560.2methyl-CpG binding domain containing protein
GRMZM2G483273	129.66	0.00	inf (-)	2.72E-05	down	
GRMZM2G427677	11.51	0.00	inf (-)	2.89E-05	down	
GRMZM2G122762	31.01	0.00	inf (-)	3.20E-05	down	,LOC_Os01g41140.1THION18 - Plant thionin family protein precursor
GRMZM2G460869	57.08	0.00	inf (-)	5.06E-05	down	AT1G69560.1myb domain protein 105,LOC_Os01g16810.1MYB family transcription factor
GRMZM2G385031	16.39	0.00	inf (-)	6.68E-05	down	
GRMZM2G308046	16.68	0.00	inf (-)	7.08E-05	down	AT5G26594.1response regulator 24,LOC_Os04g13480.1response regulator receiver domain containing protein
GRMZM5G815154	12.68	0.00	inf (-)	8.25E-05	down	
GRMZM2G043867	11.57	0.00	inf (-)	9.24E-05	down	
GRMZM2G043816	27.33	0.00	inf (-)	0.000100199	down	
GRMZM2G433365	24.42	0.00	inf (-)	0.000171442	down	AT4G16260.1Glycosyl hydrolase superfamily protein,LOC_Os01g71680.1glycosyl hydrolases family 17
GRMZM2G475197	15.30	0.00	inf (-)	0.000187676	down	AT1G21240.1wall associated kinase 3,LOC_Os02g56630.1OsWAK24 - OsWAK receptor-like protein kinase
AC191691.3_FG011	14.61	0.00	inf (-)	0.000205103	down	AT1G21430.1Flavin-binding monooxygenase family protein,LOC_Os12g08780.1flavin monooxygenase

GRMZM2G363552	12.89	0.00	inf (-)	0.000241532	down	AT5G67360.1Subtilase family protein,LOC_Os07g39020.1OsSub53 - Putative Subtilisin homologue
GRMZM2G343519	11.28	0.00	inf (-)	0.00028245	down	AT5G39865.1Glutaredoxin family protein,LOC_Os04g54860.1glutaredoxin
GRMZM2G139406	11.76	0.00	inf (-)	0.000288605	down	,LOC_Os06g22420.1ZOS6-04 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G180490	13.04	0.00	inf (-)	0.000410221	down	AT3G49900.1Phototropic-responsive NPH3 family protein,LOC_Os07g39850.1expressed protein
GRMZM2G450771	13.49	0.00	inf (-)	0.000548733	down	AT1G09880.1Rhamnogalacturonate lyase family protein,LOC_Os08g44020.1rhamnogalacturonate lyase
GRMZM5G886521	11.60	0.00	inf (-)	0.000552018	down	
GRMZM2G573956	45.07	0.00	inf (-)	0.000661013	down	
AC206262.3_FG004	11.54	0.00	inf (-)	0.000675968	down	
GRMZM2G089448	9.03	0.00	inf (-)	0.000720481	down	AT5G48890.1C2H2-like zinc finger protein,LOC_Os03g57240.1ZOS3-19 - C2H2 zinc finger protein
GRMZM2G345278	12.09	0.00	inf (-)	0.000730089	down	
GRMZM2G436950	12.64	0.00	inf (-)	0.000795496	down	AT2G03220.1fucosyltransferase 1,LOC_Os06g10970.1xyloglucan fucosyltransferase
GRMZM2G449327	55.24	0.00	inf (-)	0.000960084	down	,LOC_Os02g53570.1DEFL74 - Defensin and Defensin-like DEFL family
GRMZM2G101553	13.58	0.00	inf (-)	0.00132041	down	
GRMZM2G428670	9.25	0.00	inf (-)	0.001578707	down	AT4G05230.1Ubiquitin-like superfamily protein,LOC_Os12g17840.1ubiquitin family protein
GRMZM2G142241	8.12	0.00	inf (-)	0.001765717	down	
GRMZM2G134351	14.00	0.00	inf (-)	0.001880823	down	AT2G03200.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os09g27940.1aspartic proteinase nepenthesin-1 precursor
GRMZM2G074585	9.50	0.00	inf (-)	0.001966502	down	AT1G20190.1expansin 11,LOC_Os03g06000.1expansin precursor
GRMZM2G451116	7.90	0.00	inf (-)	0.00208708	down	AT1G75250.1RAD-like 6,LOC_Os01g44370.1MYB family transcription factor
GRMZM2G511318	8.13	0.00	inf (-)	0.002642057	down	
GRMZM2G583971	8.29	0.00	inf (-)	0.002823424	down	AT1G51940.1protein kinase family protein / peptidoglycan-binding LysM domain-containing protein,LOC_Os01g36550.1protein kinase family protein
AC206590.2_FG001	11.52	0.00	inf (-)	0.004340559	down	
GRMZM2G004519	8.11	0.00	inf (-)	0.004748313	down	AT2G42360.1RING/U-box superfamily protein,LOC_Os01g20910.1zinc finger
GRMZM2G328205	12.89	0.00	inf (-)	0.004835956	down	AT3G12410.1Polynucleotidyl transferase, ribonuclease H-like superfamily proteinLOC_Os01g19430.1
AC202172.3_FG004	67.29	0.00	inf (-)	0.004915386	down	AT2G02130.1low-molecular-weight cysteine-rich 68,LOC_Os04g11130.1DEF9 - Defensin and Defensin-like DEFL family

GRMZM2G059012	6.26	0.00	inf (-)	0.004926429	down	AT1G21270.1wall-associated kinase 2,LOC_Os02g42150.2OsWAK14 - OsWAK receptor-like protein kinase
GRMZM2G160924	17.91	0.00	inf (-)	0.005383079	down	AT5G13620.1,LOC_Os10g10320.1expressed protein
GRMZM2G151553	6.55	0.00	inf (-)	0.005600041	down	AT5G17540.1HXXD-type acyl-transferase family protein,LOC_Os05g04930.1transferase family protein
GRMZM2G077643	8.97	0.00	inf (-)	0.005845019	down	
AC187485.3_FG001	6.50	0.00	inf (-)	0.005987999	down	,LOC_Os01g48530.1expressed protein
GRMZM2G301932	8.56	0.00	inf (-)	0.006514397	down	AT5G23530.1carboxyesterase 18,LOC_Os07g44890.1gibberellin receptor GID1L2
AC194203.3_FG003	6.98	0.00	inf (-)	0.006778987	down	AT5G64080.2Bifunctional inhibitor/lipid-transfer protein/seed storage 2S albumin superfamily protein,LOC_Os07g43290.2LTPL56 - Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein precursor
GRMZM2G451785	6.26	0.00	inf (-)	0.006931166	down	
GRMZM2G433184	11.51	0.00	inf (-)	0.007011861	down	AT5G42500.1Disease resistance-responsive (dirigent-like protein) family protein,LOC_Os11g42500.1dirigent
GRMZM2G163211	90.33	0.00	inf (-)	0.007777635	down	
GRMZM2G430623	7.15	0.00	inf (-)	0.007837484	down	,LOC_Os12g43750.1expressed protein
GRMZM2G313750	6.55	0.00	inf (-)	0.008229583	down	AT5G07990.1Cytochrome P450 superfamily protein,LOC_Os10g17260.1cytochrome P450
GRMZM2G128156	4.94	0.00	inf (-)	0.009295438	down	AT2G25490.1EIN3-binding F box protein 1,LOC_Os06g40360.1OsFBL30 - F-box domain and LRR containing protein
GRMZM5G840054	13.05	0.00	inf (-)	0.009762346	down	
GRMZM2G099382	9.04	0.00	inf (-)	0.010230947	down	AT5G47560.1tonoplast dicarboxylate transporter,LOC_Os08g39370.1citrate transporter
GRMZM2G126652	5.64	0.00	inf (-)	0.010370007	down	
AC199577.4_FG004	34.62	0.00	inf (-)	0.010571313	down	
GRMZM2G051949	7.40	0.00	inf (-)	0.010683941	down	AT4G24340.1Phosphorylase superfamily protein,LOC_Os06g02210.1bark storage protein A precursor
GRMZM2G468615	6.53	0.00	inf (-)	0.010806481	down	AT5G11090.1serine-rich protein-related,LOC_Os02g55610.1serine-rich protein
GRMZM2G101409	6.56	0.00	inf (-)	0.011246505	down	AT2G41010.1calmodulin (CAM)-binding protein of 25 kDa,LOC_Os03g20440.1VQ domain containing protein
GRMZM2G443308	5.20	0.00	inf (-)	0.012033498	down	,LOC_Os03g45930.1expressed protein
GRMZM2G075161	6.99	0.00	inf (-)	0.01223972	down	AT3G48280.1cytochrome P450, family 71 subfamily A
GRMZM2G084609	7.19	0.00	inf (-)	0.013399048	down	AT5G16760.1Inositol 1,34-trisphosphate 5/6-kinase family protein
GRMZM2G176050	5.87	0.00	inf (-)	0.013727175	down	

GRMZM2G477829	9.59	0.00	inf (-)	0.013945992	down	AT1G53050.1Protein kinase superfamily protein,LOC_Os07g40550.1IBS1
GRMZM2G353957	6.80	0.00	inf (-)	0.014900459	down	AT5G04870.1calcium dependent protein kinase 1,LOC_Os12g30150.1CAMK_CAMK_like.47 CAMK includes calcium/calmodulin depedent protein kinases
GRMZM6G495931	6.52	0.00	inf (-)	0.014903618	down	
GRMZM2G051984	5.35	0.00	inf (-)	0.015543074	down	AT3G59350.2Protein kinase superfamily protein,LOC_Os04g41310.1STRUBBELIG-RECEPTOR FAMILY 8 precursor
GRMZM2G154954	6.80	0.00	inf (-)	0.016149232	down	,LOC_Os10g31540.1glycine-rich cell wall structural protein 2 precursor
AC192096.3_FG001	4.63	0.00	inf (-)	0.016567126	down	
GRMZM2G435298	4.99	0.00	inf (-)	0.018806496	down	
AC217358.3_FG008	4.95	0.00	inf (-)	0.019986799	down	AT1G09630.1RAB GTPase 11C,LOC_Os03g62600.1ras-related protein
GRMZM5G805434	4.95	0.00	inf (-)	0.020025557	down	
GRMZM2G074483	4.90	0.00	inf (-)	0.021354832	down	AT4G13420.1high affinity K+ transporter 5,LOC_Os08g39950.1potassium transporter
AC194405.3_FG021	5.65	0.00	inf (-)	0.021692567	down	AT1G19100.1Histidine kinase-, DNA gyrase B- and HSP90-like ATPase family protein
GRMZM2G102079	9.75	0.00	inf (-)	0.021720584	down	AT5G07990.1Cytochrome P450 superfamily protein,LOC_Os03g44740.1cytochrome P450
GRMZM2G483275	44.24	0.00	inf (-)	0.022514037	down	
GRMZM5G875038	5.37	0.00	inf (-)	0.022599033	down	
GRMZM2G414047	5.89	0.00	inf (-)	0.026009961	down	AT3G54950.1patatin-like protein 6,LOC_Os03g43880.1PLA IIIA/PLP7
GRMZM2G058896	5.61	0.00	inf (-)	0.026104908	down	
GRMZM2G146234	4.97	0.00	inf (-)	0.03076393	down	AT5G24530.12-oxoglutarate (2OG) and Fe(II)-dependent oxygenase superfamily protein,LOC_Os07g07410.2oxidoreductase
GRMZM2G345128	4.27	0.00	inf (-)	0.033364688	down	AT1G53600.1Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein,LOC_Os06g05140.1pentatricopeptide
AC233933.1_FG003	4.51	0.00	inf (-)	0.03960924	down	
GRMZM2G133006	5.17	0.00	inf (-)	0.039754502	down	AT1G73700.1MATE efflux family protein,LOC_Os10g20470.1MATE efflux family protein
GRMZM2G075492	5.36	0.00	inf (-)	0.040174882	down	AT2G20370.1Exostosin family protein,LOC_Os10g32170.1xyloglucan galactosyltransferase KATAMARI1
GRMZM2G148355	4.95	0.00	inf (-)	0.040653527	down	AT1G01800.1NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein,LOC_Os02g42810.1oxidoreductase
GRMZM2G409309	4.77	0.00	inf (-)	0.041365912	down	AT1G29050.1TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE 38,LOC_Os01g11810.1powdery mildew resistant protein 5
GRMZM2G059693	9.09	0.00	inf (-)	0.041994232	down	AT5G67050.1alpha/beta-Hydrolases superfamily protein,LOC_Os05g06140.1lipase

GRMZM5G848822	4.08	0.00	inf (-)	0.042447112	down	AT5G10770.1Eukaryotic aspartyl protease family protein,LOC_Os02g48860.1aspartic proteinase nepenthesin-2 precursor
GRMZM2G179294	6.31	0.00	inf (-)	0.0427145	down	AT5G50200.1nitrate transmembrane transporters,LOC_Os02g38230.1high affinity nitrate transporter
GRMZM2G149360	5.65	0.00	inf (-)	0.042765057	down	AT2G17080.1Arabidopsis protein of unknown function (DUF241),LOC_Os06g50980.1expressed protein
GRMZM2G036092	3.83	0.00	inf (-)	0.043969793	down	AT1G26945.1basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein,LOC_Os02g51320.1helix-loop-helix DNA-binding domain containing protein
GRMZM2G045640	4.02	0.00	inf (-)	0.044293483	down	
GRMZM2G126260	5.21	0.00	inf (-)	0.046855757	down	
GRMZM2G339645	4.92	0.00	inf (-)	0.047293278	down	AT1G02730.1cellulose synthase-like D5,LOC_Os07g36750.1CSLF3 - cellulose synthase-like family F
GRMZM2G316778	3.59	0.00	inf (-)	0.047645836	down	AT1G64980.1Nucleotide-diphospho-sugar transferases superfamily protein,LOC_Os07g23120.1expressed protein
GRMZM2G001827	22.36	0.00	inf (-)	0.048530524	down	